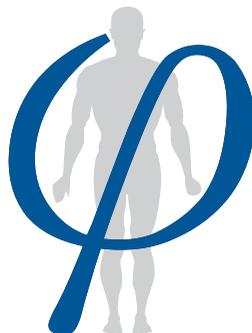


Annales
de la
Fondation Fyssen

N° 31



Annales
de la Fondation
Fyssen

2016

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 2016
Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

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

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

Activités de la FONDATION FYSSSEN

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/01/2018

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Inspecteur Général des Finances honoraire

Monsieur Bernard ZALC, Vice-Président,

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

Madame Jeanne-Marie PARLY, Trésorière,

Ancien Recteur et Professeur d'Université Honoraire

Monsieur Jean-Claude HASSAN,

Conseiller d'État

Madame Catherine BRUN LORENZI,

Avocate à la Cour, ancien membre du Conseil de l'Ordre

**COLLÈGE DE FRANCE,
représenté par Monsieur Philippe DESCOLA,**

Professeur, Chaire d'Anthropologie de la nature

**MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,
représenté par Monsieur Bruno DAVID,**

Président

**UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE,
représenté par Monsieur Bernard CAPELLE,**

Professeur, chargé de mission auprès du Président de l'UPMC

Commissaire du gouvernement : Monsieur Ludovic GUINAMANT

Adjoint au sous-directeur des libertés publiques et des affaires juridiques
Direction des libertés publiques et des affaires juridiques au Ministère de l'intérieur

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2018

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Madame Ghislaine DEHAENE-LAMBERTZ (Psychologie cognitive), Vice-Présidente,

Directeur de Recherche CNRS, Laboratoire de Neuroimagerie,
Neurospin, Université Paris Saclay, France

Monsieur Andrew BEVAN (Technologie et Histoire des Techniques),

Professeur d'Archéologie comparative à l'Institut d'Archéologie
University College de Londres, Grande-Bretagne

Monsieur Josep CALL (Primatologie),

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

Madame Rosa COSSART (Neurobiologie),

Directeur de Recherche CNRS,
à l'Institut de Neurobiologie de la Méditerranée à Marseille, France

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

Madame Susanne KUECHLER (Anthropologie sociale)

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

Monsieur Heonik KWON (Anthropologie Sociale),

Professeur au Trinity College, Cambridge, Grande-Bretagne

Monsieur Jay STOCK (Archéologie - Évolution humaine et développement),

Maître de conférences à l'Université de Cambridge, Grande-Bretagne

Madame Nathalie ROUACH (Neurobiologie),

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

Monsieur Jean-Christophe SANDOZ (Éthologie),

Directeur de Recherche CNRS,

Directeur du programme de Recherche EVOLBEE,

Laboratoire Évolution, Génomes, Comportement, Ecologie, Gif-sur-Yvette, France

COMITÉ DE LECTURE

Docteur Brice BATHELLIER,

Chargé de Recherche,
Directeur de l'équipe « Dynamique corticale et perception multisensorielle »
Unité Neurosciences Information Complexité, CNRS FRE 3693, Gif-sur-Yvette

Professeur Laurent COHEN,

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

Docteur Rémy CRASSARD,

CEFAS Centre Français d'Archéologie et de Sciences Sociales,
USR 3141, CNRS, Koweït

Professeur Sid KOUIDER,

Directeur de Recherche CNRS,
Laboratoire de Sciences Cognitives et Psycholinguistique UMR 8554,
Institut des Sciences Cognitives, École Normale Supérieure, ParisEndFragment

Professeur Martin GIURFA,

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

Docteur Julie GREZES,

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

Docteur Hélène ROCHE,

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

Docteur Cédric SUEUR,

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

Professeur Carlo SEVERI,

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

ANTHROPOLOGIE SOCIALE – SOCIAL ANTHROPOLOGY**JACLIN David** (Boursier 2013/2014)

Morts ou vifs...	
Métempsychose dans le premier laboratoire mondial de médecine légale animale	11
Dead or Alive ...	
Metempsychosis in the world's leading laboratory for forensic animal medicine	20

MADI DIAS Diego (Boursier 2015/2016)

Partir pêcher, partir se marier : l'économie affective au sein de la résidence uxori locale Guna (Panama)	28
Leaving to fish, leaving to marry: the affective economy in Guna uxori local residence (Panama)	37

MICHELET Aude (Boursière 2013/2014)

Donner pour posséder, Circulation des personnes et des biens, apprentissage de la parenté et reproduction de la hiérarchie sociale lors des visites du Nouvel An mongol	45
Owning by giving Gift-giving, Learning kinship and the reproduction of social hierarchy during Mongolian New Year celebrations ...	53

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE – ETHOLOGY / PSYCHOLOGY**DEZECACHE Guillaume** (Boursier 2013/2014)

Étude sur le rôle de l'émotion dans la production vocale chimpanzée	60
Studies on the role of emotion in chimpanzee vocal production	68

GRACE Jacquelyn (Boursière 2014/2015)

Comment expliquer le « cycle de la violence » : étude de l'impact des conditions de développement sur le comportement chez un oiseau sauvage	75
Explaining the cycle of violence: the impact of stressful developmental conditions on behavior and physiology in a wild bird	82

LIHOREAU Mathieu (Subvention de Recherche 2014)

Analyse comparative de l'apprentissage de route chez l'abeille domestique et le bourdon	88
Comparative analysis of route learning in honey bees and bumblebees	97

NEUROBIOLOGIE – NEUROBIOLOGY**CARDINALI Lucilla** (Boursière 2012/2013)

Incorporation d'outils : quand le corps fait un avec les objets	104
Tool incorporation: when an object becomes a body part	111

FRANÇOIS Clément (Boursier 2012/2013)

Le chant pour l'acquisition du langage chez le tout petit : évidences électrophysiologiques de la facilitation de la segmentation de la parole dans le chant	118
Songs for language acquisition in neonates: electrophysiological evidence of enhanced speech segmentation in sung streams	123

QUENTIN Romain (Boursier 2014/2015)	
Retrouver le contenu de la mémoire de travail et la règle de sélection à partir de l'activité cérébrale	128
Tracking the working memory content and the rule selection from brain activity	137
 PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY	
COLOMBO Anthony (Boursier 2014/2015)	
Entre culture et biologie : variations de la micro- architecture osseuse trabéculaire pendant le développement de la bipédie chez l'enfant	144
Between culture and biology: trabecular bone microarchitecture variations during children bipedalism development	153
DESCHAMPS Marianne (Boursière 2015/2016)	
Traditions techniques dans les sociétés néandertaliennes du sud-ouest de l'Europe : continuités et ruptures dans les industries lithiques de la <i>Gruta da Oliveira</i> (Portugal)	160
Technical traditions in southwestern Europe's Neanderthal societies: continuity and discontinuity in lithic industries at <i>Gruta da Oliveira</i> (Portugal)	171
MOUNIER Aurélien (Boursier 2011/2012)	
Quel ancêtre pour <i>Homo sapiens</i> ?	
Modélisation phylogénétique du morphotype de la population ancestrale des hommes modernes	179
What ancestors for <i>Homo sapiens</i> ?	
Phylogenetic modelling of the ancestral populations of modern humans	192
 BIBLIOTHÈQUE	 202

Morts ou vifs...

Métempsychose dans le premier laboratoire mondial de médecine légale animale

David JACLIN

*Assistant Professor School of Sociological and Anthropological Studies
Directeur HumAnimaLab (HAL), Université d'Ottawa*

Résumé

Cet article opère à trois niveaux. D'abord, il expose et détaille l'importance ethnographique du troisième marché noir mondial, celui des animaux dits exotiques. Il replace, ensuite, les activités afférentes à un tel trafic (offres, demandes, circulations, valeurs) dans un cadre anthropologique ouvert où la question des rapports humains à la « grande nature », aux autres non humains, s'avère centrale pour nos cosmogonies actuelles, mais aussi critique pour l'avenir d'une faune au bord de l'extinction. Enfin, et à partir d'une enquête réalisée dans le premier laboratoire de médecine légale animale, je problématise les nouveaux régimes juridiques et écologiques de production des identités animales. En particulier, lorsque ces régimes entérinent, sur la base de petits morceaux détachés ou de parties animales retrouvées, responsabilités et pouvoirs, droits et devoirs, interdits culturels et licences économiques vis-à-vis du corps animal. Mort comme vif. Curieusement, alors que certaines pratiques médicales et gastronomiques asiatiques traditionnelles (souvent considérées coupables de ce trafic international) attribuent à l'Animal certaines propriétés de guérison, de puissances ou encore d'envoûtements ; la médecine légale occidentale et le droit international qu'elle assoit attribuent eux aussi des propriétés « vitales » à des organismes pourtant disparus... Mais que reste-t-il exactement *de tigre* dans un bout de pénis ? Que reste-t-il effectivement *du tigre* dans son ADN ? Et selon quelles logiques opère alors la communication de ces qualités animales entre les corps vivants ? Car, côté oriental, comme côté occidental, ce sont bel et bien des propriétés vivantes que l'on prête ainsi au(x) mort(s). Comme si quelque chose du Tout devait invariablement se retrouver dans ses Parties. Mais, entre une logique transénergétique et plutôt horizontale de la génération vitale et une logique transsubstantielle et plutôt verticale de la filiation du vivant, se dessinent en réalité de véritables modalités de l'être non humain. Modalités ontogénétiques dont les charges et valorisations entendent alors justifier possessions, marchandisation ou encore consommation. C'est donc dans l'univers de nos métempsychose humanimales – où une forme de vie peut disparaître pour en laisser apparaître une autre, le long d'une médiation tout à la fois spectrale, démiurgique et anthropogénique – que cet article nous emmène.

Mots-clés

Trafic d'espèces animales exotiques, médecine légale animale, extinction de masse, capitalisme vert, biotechnologies et sociétés contemporaines, métempsychose, modes d'existence postnaturels

Dead or Alive...

Metempsychosis in the world's leading laboratory for forensic animal medicine

Abstract

This article operates on three levels. First, it maps out a curious ethnographical terrain: that of the booming exotic animal trade the third most, third most important black market in the world. It then places the multispecies activities related to such a traffic (supply, demand, “production”, circulation, representations, coevolutionary dynamics) in an open anthropological framework that questions

some of our current relationships with wild animals. Here, the non-human “other” proves not only central to our current cosmological elaboration, but vital to the entire future of an animal company now on the brink of extinction. Finally, and based on an inquiry carried out in the world’s leading laboratory for forensic animal medicine, I question the status and value of evidence-producing regimes that rely on the attribution of a series of identities, rights, duties and prohibitions to animal remains. Interestingly, and while traditional Asian medical and gastronomic frameworks ascribe certain properties (powers, healing, spells) to lifeless animal parts, for Western legal medicine and international law, life also stems from the dead. It is therefore into the space of our contemporary humanimal metempsychoses – where one form of life can disappear to reveal another, in a mediative logic that is at once spectral, demiurgic and anthropogenic – that this article takes us.

Keywords

Exotic Animal Trafficking, forensic Animal Medicine, mass Extinction, green capitalism, biotechnologies and contemporary societies, metempsychosis, postnatural modes of existence

Once upon a time, I, Chuang Tzù, dreamt I was a butterfly, fluttering hither and thither, to all intents and purposes a butterfly. I was conscious only of following my fancies as a butterfly, and was unconscious of my individuality as a man. Suddenly, I awoke, and there I lay, myself again. Now I do not know whether I was then a man dreaming I was a butterfly, or whether I am now a butterfly dreaming I am a man. Between a man and a butterfly there is necessarily a barrier. The transition is called Metempsychosis.

H. A. Giles, *Chuang Tzù: Mystic, Moralist, and Social Reformer*, Londres: Quaritch, 1889, p. 32

Cette croyance survivait pendant quelques secondes à mon réveil ; elle ne choquait pas ma raison, mais pesait comme des écailles sur mes yeux et les empêchait de se rendre compte que le bougeoir n’était pas allumé. Puis elle commençait à me devenir inintelligible, comme après la métempsychose les pensées d’une existence antérieure.

M. Proust, *À la recherche du temps perdu – Du côté de chez Swann*, Paris : Gallimard, 1954, p. 1.

Mise en contexte : le trafic international d’animaux exotiques

Estimé à un peu plus de 20 milliards de dollars, le marché noir d’animaux exotiques est devenu, après celui de la drogue et des armes, le troisième marché noir mondial (Green 1999 ; Lieberman 2004 ; Hessler et Balaban 2009). À l’instar de tout commerce illicite, un tel trafic alimente d’importants réseaux de contrebande (mafieux, paragouvernementaux, de petites comme de grandes factures) et abrite une quantité toujours croissante d’activités clandestines à la fois intégrées et transnationales (de type braconnage, contrebande, distribution et commercialisation).

Moins risqué que d’autres trafics (peines plus légères, forces policières souvent réduites, procédures judiciaires fragiles), le commerce illégal

d’animaux exotiques est actuellement un commerce des plus lucratifs. Il n’est pas rare, par exemple, de voir le cours de quelques grammes de bile d’ours cristallisée ou de corne de rhinocéros réduite en poudre dépasser celui de l’or ou de l’héroïne (Neme 2009).

Pour autant, et concomitamment aux logiques commerciales nourries par ces corps échangés (et qui sont des logiques somme toute assez classiques de pertes, de profits et de spéculations), le trafic d’animaux exotiques alimente de véritables pratiques domestiques (domestique au sens premier de foyer, d’habitat, mais aussi au sens anthropologique de transformation, d’harnachement au profit d’utilités destinées, des processus vitaux d’une compagnie animalière dès lors marquée au fer blanc de nos humanités). Il est donc intéressant de mieux saisir ce qui rend possible

l'acheminement de tel ou tel organisme depuis tel ou tel habitat, jusqu'à tel ou tel endroit et le long de quels intermédiaires/contraintes/bénéfices cette circulation est permise, mais aussi de bien saisir qu'une fois mortes et réduites en morceaux, ou bien vivantes et parachutées dans leurs nouveaux environnements, ces bêtes et leur commerce (*beastness*) participent aussi d'un rapport plus profond à l'animalité, à l'altérité, à la propriété privée – qui n'est alors plus seulement propriété d'objets, mais d'êtres vivants. Rapports épistémiques comme cosmogoniques donc, et qui fondent ici l'articulation centrale d'une écologie en transition.

Car, en plus de générer une imposante activité financière et idéologique (je te vends ce corps animal 'trouvé' dans la nature, tu achètes ce corps en même temps qu'une certaine idée du sauvage et de son assujettissement possible à la vie humaine), le trafic d'espèces animales exotiques transforme

aussi, de manière toujours puissante et souvent irréversible, la nature même des milieux vivants et de leurs relations écosystémiques.

Alors que l'on évoque régulièrement les grands défis écologiques de demain, je m'intéresse d'abord à ce qu'il se passe, et à ceux qui se passent, lorsque des humains s'échangent de l'animal et que se fabriquent ainsi, graduellement, de nouveaux modes d'existence postnaturels. Ce qui fait de cette étude un travail croisé de mobilisations où se mêlent et se conjuguent anthropologie et biologie, droit et économie, géopolitique et métaphysique. C'est que ces pratiques humanimales tiennent à la fois du culturel, de la psyché individuelle et collective (désir pour tel ou tel animal couplé à l'idée qu'il est tout à fait réaliste de penser « posséder », un jour, l'animal en question) et du biologique, de la physiologie organique (travail sur les corps, que l'on voudra éventuellement engraisser pour augmenter son profit ou croiser

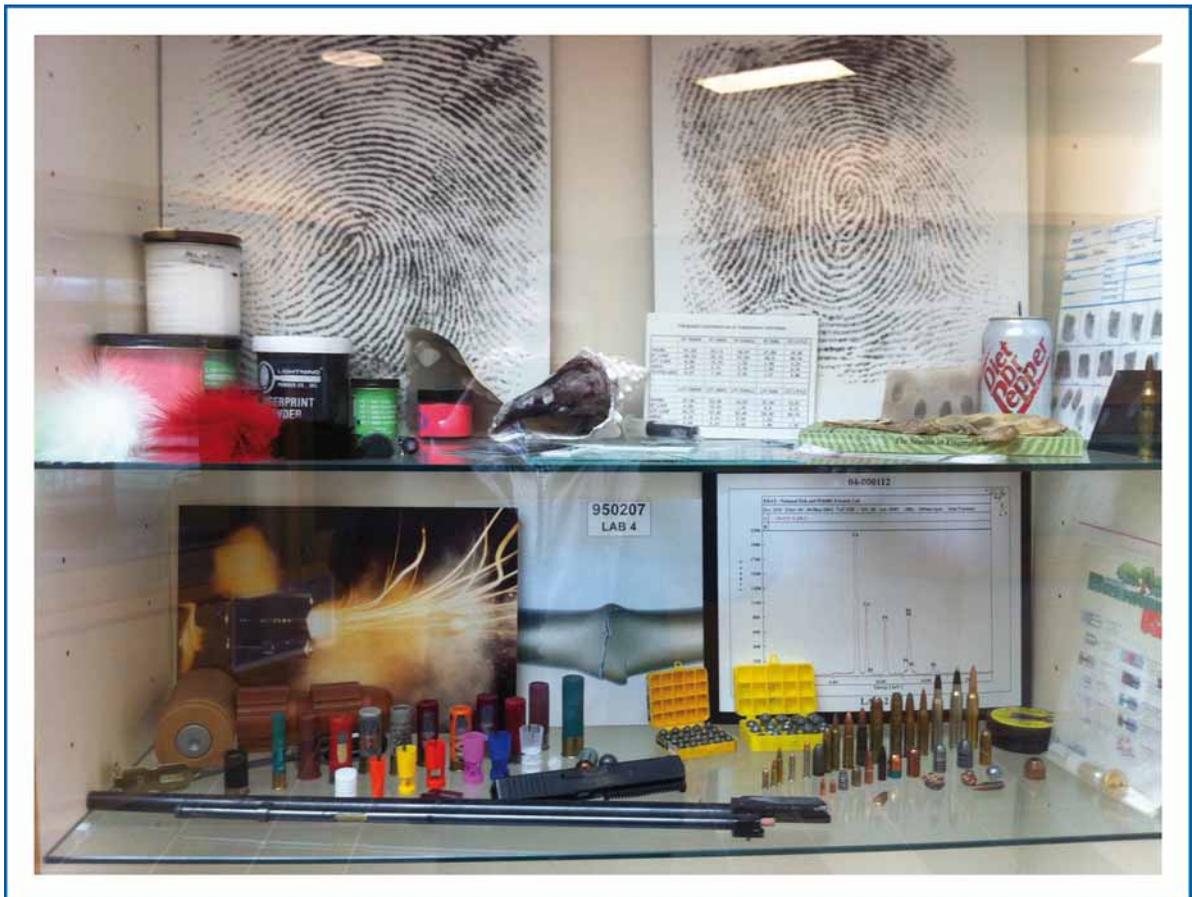


Illustration 1

pour assujettir les logiques reproductives propres à l'animal à l'entreprise de profit escompté). Entre ces deux registres, psycho-affectif et physico-physiologiques, c'est bien un vivant animal tour à tour captivant, captif et captivé qui se dessine (Haken 2011). C'est ainsi que s'échangent quotidiennement, morts et vifs, des milliers d'organismes pour ainsi dire *totémisés*.

En résumé, qu'il s'agisse d'économies parallèles, de cultures émergentes, de pratiques souterraines à la fois localisées et globalisées, ou encore de biologie domestique eugéniste et de sélection artificielle originale, un tel bestiaire trafiqué ne peut manquer d'interpeller l'anthropologue, à plus forte raison un anthropologue intéressé aux questions de vies partagées, d'écologies en transition et de devenirs trans-environnementaux. Or, il n'existe pas de véritable travail anthropologique qui puisse nous aider à mieux saisir les dimensions croisées, à la fois économiques, mais aussi politiques, culturelles ou encore affectives d'un tel commerce. C'est donc à cela que s'attache mon travail.

En effet, voilà dix ans que je poursuis un programme de recherche cartographique dont la visée est précisément d'apprécier avec le plus de soin possible l'étendue d'un tel trafic et ce, par-delà les découpages socioculturels habituels – que ces découpages soient d'ailleurs ceux de nos savoirs ordinaires (la question de l'animal trafiqué vu par les économistes, les sociologues, les juristes ou les biologistes versus celle, inséparable, des écosystèmes vivants bouleversés qui est une question à la fois économique, sociale, juridique et biologique) ou de nos entreprises (conservation versus exploitation, par exemple).

Un pangolin capturé à Bornéo, transporté par un navire portugais sous étendard européen, vendu à Hong-Kong et dont les recettes grossissent les comptes suisses et caraïbes d'un groupe mafieux transnational, et bien ce pangolin, sans être à lui toute l'histoire, en est pour autant un des personnages principaux. C'est donc à ce type de personnage que je m'intéresse, à ses histoires comme à ses univers relationnels, que je m'attache en tâchant de rendre compte de la série d'intermédiaires allant du commerçant au braconnier, du consommateur au policier, du plus pauvre au bien portant. Tous sont liés par l'échange de ce corps animal dont on tire profit et qui, *même mort*, continue d'animer quantité de registres, affectifs comme matériels.

Après avoir détaillé la nature et l'importance de ces nouveaux espaces domestiques, qui figurent désormais ce que j'appelle des jungles de garage (Jaclin 2012, 2018), je me suis attaché à démontrer l'importance anthropogénique de ces milieux, à la fois braconnés et bricolés, pour le devenir non seulement des espèces animales iconiques en général (Jaclin, 2015, 2016, 2017), mais des cultures humaines *per se* (Jaclin 2013, 2014).

Un sujet d'étude unique pour les sciences sociales en général et pour l'anthropologie en particulier

Pour bien saisir la complexité de ce sujet d'étude, j'en rappelle une instanciation : en 2014, il existait plus de tigres vivant en captivité dans les états américains du Texas et du Nouveau-Mexique, que de spécimens encore en liberté et ce, à l'échelle de la planète entière (Luo et al. 2008). D'un simple point de vue statistique donc, le tigre d'aujourd'hui n'est plus nécessairement celui que nous pourrions encore imaginer. Les tigres contemporains, les seuls donc qui existent encore, dans leur écrasante majorité, ne chassent plus. Ils jouent. Ils ne sautent plus (ou alors dans des cerceaux), mais plongent dans de petites piscines en plastique lorsque l'été devient trop chaud. Ils n'arpentent plus ce que l'on avait coutume d'appeler un territoire, mais tournent en rond... Et s'ils dorment toujours autant, c'est avec, autour du cou, une chaîne d'acier inoxydable pour veiller sur leur grasse digestion. Dans cette perspective, les comportements animaliers, non seulement dans leurs spécificités ontogéniques, mais aussi dans leurs développements éthogéniques, subissent des transformations considérables. De surcroît, les représentations animales qui alimentent un tel trafic et qui sont très souvent à l'origine de ces captivités sont désormais cristallisées par d'importantes logiques médiatiques, dont il devient alors impératif de tenir compte pour comprendre l'importance des différents mouvements affectifs impliqués (Webber 2010).

Traqué ici pour ses pouvoirs aphrodisiaques, un animal sera là-bas recherché pour les valeurs morales qui lui sont rattachées ou encore pour le statut social que sa possession confère. Qu'il s'agisse donc de critères esthétiques ou sociopolitiques, que l'on parle de beauté ou de vertus supposées, certains animaux (comme les tigres, les lions, les chimpanzés et les pythons) voient leur « valeur » sur le marché des représentations

collectives s'envoler, tandis que d'autres (hyènes, grenouilles, rats et corneilles) couvent leur évolution un peu plus loin des regards et des désirs.

Ces milieux hybrides, et qui composent désormais une part non négligeable (et pourtant souvent négligée) de notre paysage écologique actuel, je m'y intéresse sous l'angle de leurs dimensions biologiques et culturelles et pour les différents commerces de la bête qu'ils entretiennent désormais. Ces communautés transpécifiques, à bien des égards pionnières et annonciatrices, nourrissent actuellement d'importantes problématiques éthiques, juridiques, politiques, métaphysiques et technologiques (Kalof et al. 2007). Dans le prolongement d'une anthropologie qui s'attache à mieux comprendre la portée de nos humanités (Kirksey et Helmeich 2010 ; Kohn 2007), je cherche donc à saisir l'importance, pour les sociétés humaines et les populations animales qu'elles abritent de

facto, de cette cohabitation interspécifique qui est aussi, à bien des égards, une forme de coévolution (Shipman et al. 2010 ; Laufer 2010).

Dans le prolongement de mes travaux sur les jungles de garage et les garages dans la jungle, je poursuis mon entreprise cartographique en m'intéressant à une autre facette de ces pratiques culturelles émergentes et en découvrant le premier laboratoire de médecine légale animale. En effet, comment faire pour savoir de quoi est fait (ou plus exactement, à qui appartenait) la matière première de cette corne, saisie par les douanes, et comment installer un protocole suffisamment rigoureux pour pouvoir décider d'un cadre légal, de poursuites judiciaires, de lois, de droits et de devoirs envers ce bout d'os, envers celle ou celui à qui il a un jour appartenu et qui lui servait, précisément, de défense ? Voilà quelques-unes des questions auxquelles tente de répondre, grâce à un arsenal biotechnologique impressionnant, le premier laboratoire de médecine légale animale.

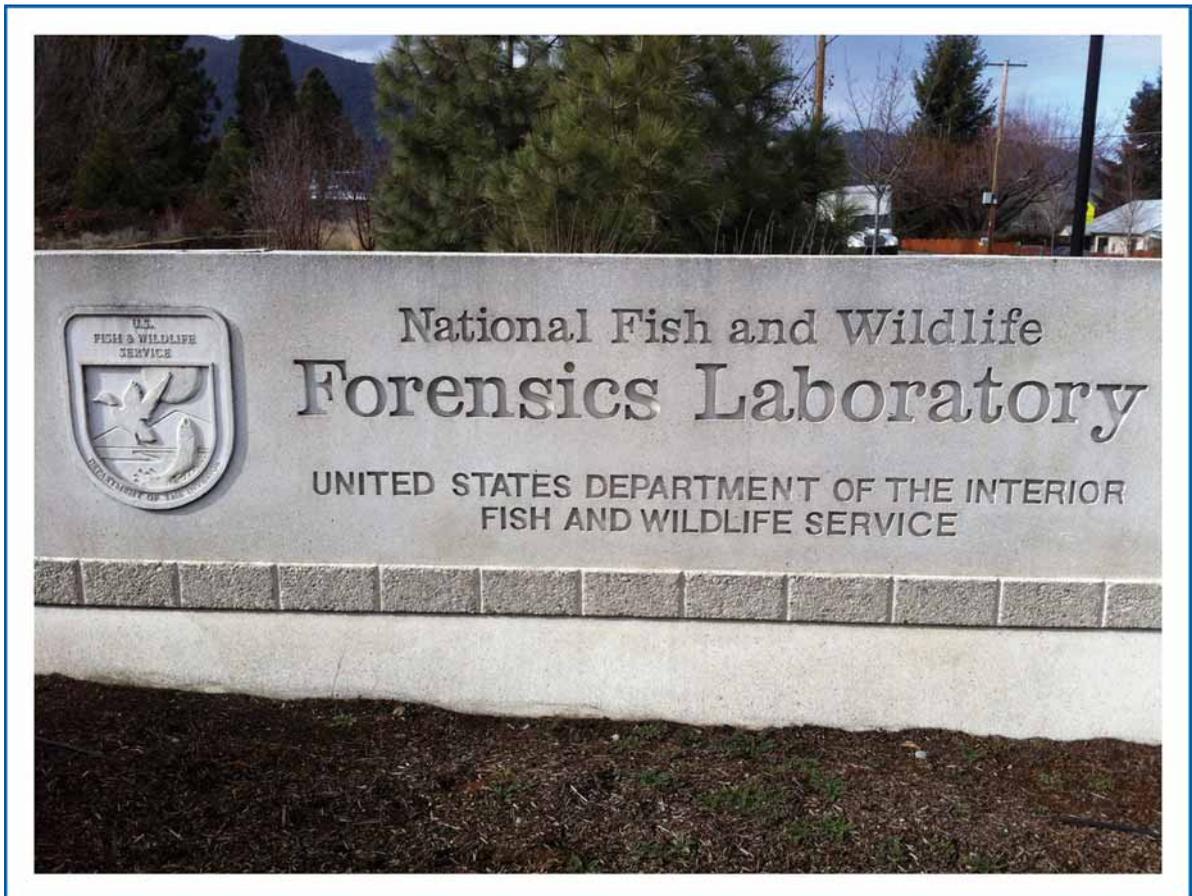


Illustration 2

Le *US Fish & Wildlife Forensics Laboratory* est depuis peu devenu un acteur majeur de la lutte contre le marché noir d'animaux exotiques. Réputé capable de déterminer la véritable « identité » de n'importe quel fragment animal, ce laboratoire met désormais au service de la loi (et des dispositifs internationaux de conservation animale qui tâchent de la faire respecter) les plus récents développements scientifiques. En effet, il était jusqu'ici très difficile d'établir la véritable provenance d'un animal trafiqué (et ce, mort ou vif) ou bien encore, de prouver l'appartenance exacte de telle fourrure ou de tel croc saisis dans un aéroport ou dans les cales d'un cargo. Or, en faisant le lien entre le tout et la partie, entre un animal autrefois vivant et l'ADN recoupé de quelques-uns de ses restes aujourd'hui en circulation, l'arsenal biotechnologique de la médecine légale permet ainsi aux autorités d'appréhender avec précisions (à valeur ici de preuve légale et donc, recevable devant un tribunal) la réalité des circuits de contrebande et ainsi, d'établir la généalogie d'un marché encore très opaque.

Grâce au support de la Fondation Fyssen et au milieu de travail hors du commun qu'est le MIT, j'ai pu mener mes recherches dans le premier laboratoire mondial de médecine légale animale. Premier par sa date de création et par sa taille, mais aussi premier parce que laboratoire de référence pour toute question de droit international. Situé à Ashland, en Oregon, en bordure de cette localité surtout réputée pour accueillir le festival international du théâtre Shakespearien, siège le *Wildlife Forensic Lab* et ses activités plutôt méconnues d'identification, de classification ou encore de protection et de conservation. Sur deux étages, dont un sous-sol en forme de grande galerie de l'évolution et où se retrouvent quantité d'animaux saisis, empaillés, transformés en tapis, en bottes ou en cendriers, mis en boîtes ou en scène et qui, tous, offrent une sorte de spectacle accidentel. Mais nous ne sommes ni dans un musée d'histoire naturelle ayant profité de plusieurs siècles d'expansion coloniale (comme ceux de Berlin, de Londres ou de Paris), ni dans le coffre-fort d'un grand laboratoire de recherche scientifique et universitaire (comme les collections du Agassiz Museum à Harvard) nous sommes devant ce que le système policier américain a réussi à saisir d'un commerce étrange où s'échangent et se vendent des morceaux d'animalité, où les questions esthétiques, les objectifs de monstration ou encore d'improbables coûts

d'opportunité auront décidé de la transformation (et du voyage) d'une vie animale autrefois soufflée, en un souvenir, en un trophée, en un remède ou encore en un paillason. La sémiologie est infinie et les signes que deviennent ces corps semblent ici opérer à rebours, comme dans un mauvais scénario où les formes ne suivent plus très bien l'action. Tout ce qui est animal, dans ce laboratoire, est enregistré dans une base de données, consigné, prêt à offrir sa mémoire à celui qui voudrait remonter le temps, comprendre ce qui se serait passé, ce jour-là, dans la forêt, l'océan ou la savane, lorsque la métempsychose préparait sa revanche, là où les corps allaient se vider (de sang, de liens avec d'autres corps, de mouvements) pour se remplir (de désir, de plans d'acheminement, de nouveaux liens avec d'autres corps, ailleurs et autrement). Au rez-de-chaussée, il y a des bureaux où l'on se charge de l'autopsie, de l'identification moléculaire, du séquençage de génomes comme d'évènements. Il y a ce docteur, Pepper Trail, capable de retrouver, à partir de n'importe quelle plume d'oiseau, l'espèce qui aura donné vie à cette plume avant qu'on ne la désire sur d'autres panaches. Pour le dire plus directement, dans ce laboratoire, on opère une sémiologie à la fois analogique (cette plume ressemble à celle de tel oiseau brésilien) et numérique (l'ADN de cette poudre grise confirme qu'il y a du tigre), on joue de logiques inductive, déductive et même parfois abductive pour déterminer non seulement les chaînes causales d'avant l'évènement (la mise à mort d'un animal dont l'espèce est protégée par CITES, la nature de ce colis saisi à l'aéroport de Los Angeles la semaine dernière), mais aussi les éléments prospectifs qui suivront le crime (la preuve qui servira la justice devant les tribunaux, le protocole qui encadrera le futur droit international ou encore, le classement sans suite d'une vie aussi vite enlevée qu'oubliée). Mais pourquoi parler de métempsychose, pourquoi mettre en épigraphe cette citation archicélèbre du papillon et de celui qui, parce qu'il rêve, ne sait plus très bien ce qu'il est vraiment, au bord d'une conscience non pas schizophrène, mais démultipliée ? Parce que, dans ce laboratoire, se jouent précisément certains ressorts du rêve humanimal contemporain. Éveillés, nous regardons défiler devant nos écrans le triste spectacle de la disparition (animale, biodiversifiée et cosmologiquement différenciée) du monde passé, celui où les tigres vivaient encore au Bengale et non à Dallas. Et que, dans cet éveil halluciné, le

rêve tourne souvent au cauchemar pour celles et ceux que l'animal touche encore, appelle toujours. Et que donc, dessiner un visage au mort (en lui attribuant une histoire, une origine, une filiation, un habitat, une écologie) est devenu critique tant on peut aujourd'hui se demander non seulement ce que sont les animaux, mais ce qu'ils font et ce que nous leur faisons. Parce que nos dépendances technologiques ont tendance à asservir nos imaginaires aux machines, nos rêves éveillés aux écrans qui les bercent, l'enquête animale aux dispositifs technologiques de visibilité et de préhension qui finissent par la baliser, ce qui se passe dans ce laboratoire et la façon dont il est encore possible de lire (comme Proust nous le rappelle) ou de rêver (comme le papillon nous le demande) s'avèrent vitales pour l'avenir de nos rapports à l'animal, mort comme vif.

En déterminant ce que sont les propriétés d'un corps et en basant la valeur (droit, prix, interdits) d'un tel corps sur ces propriétés déterminées, la logique technico-spéciste (qui permet d'attribuer, grâce à une technologie, l'appartenance à telle ou telle famille, à telle ou telle espèce animale – sans questionner le principe, pourtant très controversé en anthropologie, de ce que sont ou ne sont pas les espèces) assoit une cosmogonie tout entière. C'est donc cette assise que je me suis mis en tête de cartographier.

Être capable de déterminer à quel *tout* appartient la *partie*, à quel corps entier, à la fois spécifié et généralisé, appartenait ce petit morceau animal, qu'est-ce que cette opération d'attribution nous apprend, anthropologiquement et philosophiquement ? Par exemple, un pénis de tigre est-il invariablement *pénis* et est-il nécessairement *tigre* ? Si le pénis est fait poudre, par exemple, ou si le l'animal auquel appartenait le pénis en question est issu d'un élevage spécialisé, que manquait-on (et/ou qu'installons-nous) à caractériser la partie comme appartenant à tel ou tel *tout* (la nomenclature taxonomique contemporaine, la médecine traditionnelle chinoise ou le commerce lucratif du sauvage) ?

On comprendra bien ici que n'importe quel *tout* pourrait bien être autrement défini, tant les parties appartiennent toujours à plusieurs ensembles.

Si je transpose le raisonnement logique à une situation empirique et que je parle de sac à main fait de peaux et de plumes et que je demande ce qu'est ce sac à main, je comprends que les réponses seront différentes selon le point de vue des animaux auxquels appartenait la peau ou les plumes, selon le

« En déterminant ce que sont les propriétés d'un corps et en basant la valeur d'un tel corps sur les propriétés déterminées, la logique technico-spéciste assoit une cosmogonie tout entière. »

point de vue du braconnier/chasseur, de l'artisan qui les aura cousues ensemble, de l'acheteur, des États, de leurs traités de commerces et d'échanges, etc. Ici, mes cartographies ne se soucient pas de qualités morales (bien ou mal de faire, de vendre ou encore de saisir le sac à

main), mais plutôt de ce que ce sac (depuis ses matérialités, jusqu'à ses affectivités, en passant par ses différentes mises et remises en formes) est et fait. Et pour qui ? Selon quels rapports ? Dans cette perspective, le laboratoire de médecine légale animal fait office de terrain expérimental, tant il opère sur ce *faire* (ou sur cet *en train de ce faire* justement). Tant il est lieu de définitions, de pouvoirs et d'actualisations cosmogoniques... Qu'est-ce qu'un animal, après tout ? Dire tigre, c'est déjà inclure tout un groupe de formes animales, certainement très différentes entre elles, dans un même ensemble, et traiter de cet ensemble de manière homogène et disqualifiée aux niveaux infra. Que tel tigre ait eu telle vie ou que tel autre tigre ait eu telle autre vie importe peu, c'était des tigres et il faut protéger les tigres. Je ne suis pas sûr que le même raisonnement s'applique aussi bien à toutes les espèces, à commencer par la nôtre - il y a donc ici une sorte d'arbitraire en jeu, un arbitraire qui fait figure, pour l'anthropologue, de pierre angulaire impensée. Et que cet impensé, justement, est précisément affaire politique ; lorsqu'il produit preuve, coupable et captif, lorsqu'il est pouvoir et fait loi.

Récapitulatif

En fournissant donc aux autorités de précieuses informations, le *National US Fish & Wildlife Forensic Laboratory* permet d'inculper de plus ou moins gros trafiquants, mais aussi, à plus long terme, d'influencer le cours évolutif d'espèces animales désormais fragilisées. C'est ainsi que l'intégration des dernières avancées médicales et biotechnologiques permet de retracer, de classer, mais aussi

de mieux contrôler l'appartenance d'un organisme à un taxon et, ce faisant, son éligibilité à un programme de conservation. Or, ces outils moléculaires et statistiques servent désormais de trame narrative en même temps que de preuves légales à même de retracer et de déterminer le cours de certaines interactions humanimales jusqu'ici occultes (on ne sait, in fine, que très peu de chose sur ces centres de reproduction clandestins, ces filières sauvages de capture et d'exportations parallèles). Cette nouvelle économie politique repose donc sur une combinaison délicate de déterminisme génétique et de dispositions culturelles, propre à informer l'idée même de vie animale.

Voilà pourquoi cette nouvelle production de la preuve donne lieu à d'importants débats, à la fois techniques et éthiques. En fournissant des données très précises sur l'appartenance biologique d'un individu, ce laboratoire de médecine légale animale soulève la question des normes et des dispositifs biopolitiques qui en accompagnent la production. Un corps animal dont on peut reconstituer les parties, pris dans un réseau complexe d'interactions dont on saura alors déterminer l'importance, devient un corps privatisable dont on peut ainsi déterminer la valeur.

En m'intéressant de la sorte aux rapports historiques, culturels, mais aussi économiques, scientifiques, légaux et politiques entretenus par nos humanités au contact des animaux, je cherche à comprendre plus finement la logique des opérations conférant à certaines espèces une valeur particulière. En effet, certaines de nos pratiques actuelles de conservation téléguident l'avenir d'espèces entières (Norton 1995). Or, une telle mise sous tutelle s'appuie le plus souvent sur des discours idéologisés, de même que sur des imaginaires à bien des égards programmatiques, contribuant alors à définir le statut de tel ou tel animal. En appliquant des pratiques jusqu'ici réservées à la seule recherche scientifique et en fournissant des éléments de preuve aux efforts de lutte contre le trafic d'animaux exotiques, le *US Fish & Wildlife Forensics Lab* est devenu un acteur incontournable des débats actuels sur la conservation d'espèces menacées.

Or, le plus souvent, la question est traitée sous son aspect sensationnaliste, alors que les rares documents faisant état du phénomène véhiculent plutôt des positions partisans d'associations civiles (voir bibliographie). Et tandis que la médecine légale animale continue de se développer

(programmes universitaires, formations spécialisées des praticiens de demain, multiplication des manuels techniques de référence, constitution d'un réseau international d'associations professionnelles), peu d'analyses concrètes sont *effectivement* produites, encore moins d'ethnographies ou d'études visant à appréhender le phénomène de manière globale.

Je me suis donc proposé de remédier à ce manque en examinant simultanément pratiques émergentes, savoirs complexes et discours souvent performatifs. En ce sens, l'originalité de mon programme de recherche tient à trois caractéristiques principales. (1) En considérant le trafic d'animaux exotiques comme un phénomène culturel total, je traite conjointement des pratiques économiques et sociales qui l'entretiennent, des modes de production du savoir scientifique comme des dispositifs politico-légaux qui s'en emparent, ainsi que des représentations collectives et des imaginaires programmatiques qui les sous-tendent. (2) En envisageant ce phénomène sous l'angle de la médecine légale, je problématise, historicise et analyse simultanément deux réalités majeures de nos humanités contemporaines, à savoir les représentations actuelles de nos rapports à l'animal et les conduites qui s'en nourrissent effectivement. (3) En examinant les aspects anthropologiques et biopolitiques des réseaux animaux clandestins, je développe des thèses qui rendent compte, loin des simples discours de principe, de leur importance pour nos sociétés humaines ainsi que du potentiel évolutif qu'ils charrient.

Au final, mes recherches s'intéressent ici aux pratiques scientifiques et légales qui, en amont du trafic international d'animaux exotiques, développent des outils, mais aussi des représentations et des conduites, à même de constituer, pour nos humanités, une véritable révolution. En actualisant les possibilités offertes par d'importantes avancées biotechnologiques, les premiers laboratoires de médecine légale animale préfigurent la mise en place de dispositifs d'encadrement de la vie elle-même et, ce faisant, plongent les entreprises de conservation dans des controverses qui dépassent la simple action de préservation d'espèces menacées ou encore, l'application pure et simple des lois en vigueur pour lutter contre un tel commerce.

En cartographiant le plus précisément possible ces nouvelles pratiques, j'espère contribuer



Illustration 3

à une meilleure appréhension des logiques qui impliquent dorénavant, conjointement, les devenirs de populations animales entières et de sociétés humaines désormais dotées de puissants pouvoirs de contrôle, de protection, mais aussi de normalisations écologiques.

Remerciements

Je tiens ici à remercier, avec une reconnaissance marquée, la Fondation Fyssen pour son précieux soutien. Il n'est jamais très évident de commencer une carrière de chercheur universitaire ; nombreux sont les obstacles, les doutes, les moments où nos devenirs précaires doivent bifurquer. Sans la confiance et l'aide de la Fondation Fyssen, je n'aurais jamais pu obtenir un premier contrat de recherche postdoctoral au prestigieux MIT, ni n'aurais eu l'opportunité d'y déployer mes recherches. C'est donc avec une certaine dette, de celles que l'on contracte avec

joie et qui font grandir, que je partage aujourd'hui les premiers résultats de mon enquête au pays de l'animal moléculaire.

Bibliographie

- Burgat, Florence. 2011. *Une autre existence : la condition animale*. Paris : A. Michel.
- Couldry, Nick. 2003. "Passing ethnographies: Rethinking the sites of agency and reflexivity in a mediated world". In *Global media studies: Ethnographic perspectives*, Routledge, 40-56. New York.
- Diamond, Jared M. 2002. "Evolution, consequences and future of plant and animal domestication". *Nature* 418.
- Green, Alan. 1999. *Animal underworld: inside America's black market for rare and exotic species*. 1st ed. New York: Public Affairs.
- Hessler, Katherine, et Tanith Balaban. 2009. "Exotic Animals as Pets". *GPSolo*.

- Jaclin, David. 2012. "Beastness Is Our Culture / Le Legs De McLuhan Aux Études Animales". *Canadian Journal of Communication* 37 (4).
- 2012. « De l'inégalité parmi les chimpanzés : Sexe, drogues et individuation, *Revue de Primatologie*, vol. 4.
- 2013. "In The (Bleary) Eye of The Tiger An Anthropological Journey Into Jungle Backyards". *Social Science Information*, 52 (3).
- 2014. (avec L. Shine) « Après eux, le Déluge ? Ce(ux) que l'étrange cas des jungles de garage apporte aux débats sur la conservation des espèces et la biodiversité », *Revue Ethnographique*, numéro 27 – Biodiversité(S).
- 2016. "Poached Lives, Traded Forms. Engaging with Animal Trafficking Around the Globe", *Social Science Information*, vol. 55, numéro 3.
- 2016. « L'écume des mondes. Anthropologie du vivant, phénoménologie transductive et autres trafics épistémiques », *Revue Anthropologie et Sociétés*, vol. 40, numéro 2.
- 2017. "Becoming Mammoth: The domestic animal, its synthetic futures and the pursuit of multispecies f(r)ictions". In *Animals and Animality in the Literary Field*. United Kingdom: Cambridge University Press.
- 2018. « Aux bouts de l'espèce. Cartographies nord-américaines ». Presses de l'Université d'Ottawa (sous contrat).
- Kalof, Linda, Brigitte Pohl-Resl, Bruce Boehrer, Matthew Senior, Kathleen Kete, et Randy Malamud. 2007. *A Cultural History of Animals*. 6 vol. Oxford: Berg.
- Kirksey, Eben, et Stefan Helmreich. 2010. "The emergence of multispecies ethnography". *Cultural Anthropology* 25 (4): 545-576.
- Kohn, Eduardo. 2007. "How Dogs Dream: Amazonian Natures and the Politics of Transspecies Engagement". *American Ethnologist* 34 (1): 3-24.
- Laufer, Peter. 2010. *Forbidden creatures: inside the world of animal smuggling and exotic pets*. Guilford: Lyons Press.
- Liebman, Matthew G. 2004. "Detailed Discussion on Exotic Pet Laws". Michigan State University – College of Law: Animal Legal and Historical center.
- Luo, S, W Johnson, J Martenson, A Antunes, et P Martelli. 2008. "Subspecies Genetic Assignments of Worldwide Captive Tigers Increase Conservation Value of Captive Populations". *Current Biology* 18 (8): 592-596.
- Marcus, George. 1995. "Ethnography In/Of The World System: The Emergence of Multi-Sited Ethnography". *Annual review of anthropology* 24: 95-117.
- Neme, Laurel. 2009. *Animal investigators: how the world's first wildlife forensics lab is solving crimes and saving endangered species*. New York: Scribner.
- Norton, Bryan G. 1995. *Ethics on the ark: zoos, animal welfare, and wildlife conservation*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Shipman, Pat. 2011. *The Animal Connection*. WW Norton.
- Shipman, Pat, Lucinda Backwell, Francesco D'Errico, Manuel Domínguez-Rodrigo, Mietje Germonpre, Richard G Klein, Sandra L Olsen, et Travis Rayne Pickering. 2010. "The animal connection and human evolution". *Current anthropology* 51 (4): 519-538.
- Webber, Michael. 2010. *The Elephant in the Living Room*.

Context: The International Traffic of Exotic Animals

Estimated at just over \$20 billion, the black market for exotic animals has become, after drugs and weapons, the third largest worldwide (Green 1999, Liebman 2004, Hessler and Balaban 2009). Like all illegal trade, such traffic feeds large smuggling networks and gives rise to an ever-increasing amount of clandestine activity both integrated and transnational (such as breeding, poaching or smuggling, for instance).

Less risky than other forms of trafficking (lighter penalties, minimal police enforcement, fragile judiciary procedures), the illegal trade in exotic animals is therefore today a most lucrative trade. It is not uncommon, for example, to see the price of a few grams of crystallized bear bile or powdered rhinoceros horn exceed that of gold or heroin (Neme 2009).

However, and concomitantly with the commercial logic fostered by these traded bodies (which are overall fairly standard logic of losses, profits and speculations), the trafficking of exotic animals feeds real domesticative practices. It

is therefore interesting to better understand not only what makes it possible for a given organism to move or be moved from one habitat to another, and according to which intermediaries / constraints / benefits, but also to understand that once dead and reduced to pieces or alive and parachuted into a new environment, this beast and its trade (*beastness*) also participate in a deeper relationship to otherness, to animality, to wilderness or private property. Such epistemic and cosmological relationships here serve as the foundational articulation of a transitional ecology.

Indeed, in addition to generating not only financial but also ideological activities (I sell to you this animal body found in the bush, you buy along with this body a certain idea of the wild and its possible subjection to human life), the trafficking of exotic animal species is transforming the very nature of ecosystems in a way that is always powerful and often irreversible (what would be a

bush, a forest, a jungle or any “natural” ecosystem without animals and vis versa?).

At a time of preoccupation with massive ecological challenges, I am interested primarily in what happens when humans exchange animals and, as a result, give rise to new modes of humanimal existences. This thus situates my study at the crossroads of anthropology and ethology, law and economics, geopolitics and metaphysics. Indeed, such humanimal practices are both cultural (as in a desire for an animal joined with the idea that it is realistic to think of “owning”, one day, the animal in question) and physiological (as in working on bodies, fattening them to augment profit or breeding them to subject reproductive logic to human desires). Between these two registers, bio-physiological and psycho-emotional, it is a living animal that emerges – in turn captivating, captive and captivated (Haken 2011). In this way are traded thousands of organisms, dead or alive, in a way *totemised*.



Illustration 1

In short, with the makings of a parallel economy, an emerging culture, a set of underground practices that are both localized and globalized, eugenic domestic biology, and unprecedented artificial selection, such a trafficked bestiary cannot fail to challenge the anthropologist, especially one that is interested in matters of shared life, ecology and environmental issues. However, there is currently no real anthropological work that can help us better understand the interweaving dimensions – economic, but also political, cultural or affective – of such a trade. That is what my work sets out to do.

I have been pursuing a cartographic research program for 10 years, the aim of which is precisely to appreciate the extent of such traffic, beyond the usual sociocultural divisions – whether these divisions be those of our traditional knowledge (the question of the trafficked animal as seen by economics, sociology, law or biology) or of our undertakings (conservation vs. exploitation, for example).

A pangolin captured in Borneo, transported by a Portuguese ship under European flag, sold in Hong Kong and whose revenues swell the Swiss and Caribbean accounts of a transnational mafia groups – this pangolin, while not in itself the whole story, remains one of the main protagonists. It is therefore in this type of character that I am interested, both in its stories and in its relational worldings. I try to account for the series of relationships and intermediaries, from the shopkeeper to the poacher, from the consumer to the policeman, from the literate to the illiterate, from the poorest to the wealthiest. All are bound and profit from by the exchange of this animal body, which, *even dead*, goes on animating a variety of material and affective registers.

After detailing the nature and importance of these new domestic spaces, which now include what I call jungle backyards (Jaclin 2012, 2018), I have focused on demonstrating the anthropogenic importance of these environments, simultaneously poached and tinkered, for the future not only of iconic animal species in general (Jaclin, 2015, 2016, 2017), but of the human cultures *per se* (Jaclin, 2013, 2014).

A unique subject of study for the human sciences in general and for the contemporary in particular

A telling example illustrates the complexity of this topic: in 2014, there were more tigers living in captivity in the American states of Texas and

New Mexico than individuals still at large on a global scale (Luo et al., 2008). From a simply statistical point of view, therefore, the tiger of today is not necessarily the one we might still imagine. Contemporary tigers, the only ones that still exist, in their overwhelming majority, do not hunt anymore. They play. They do not jump (lest in hoops), but plunge into plastic pools when temperatures soar. They do not stake out what we used to call a territory, but instead go around in circles. And if they still sleep as much, it is with, around their necks, a stainless steel chain. In this perspective, animal behaviours, not only in their ontogenic specificities, but also in their phylogenetic developments, undergo considerable transformations. Moreover, the animal representations that fuel such traffic, and from which these captivities often originate, are now conveyed by significant media dynamics that must be taken into account to understand the affective movements that are involved (Webber 2010).

Stalked in one place for its aphrodisiac powers, an animal will be sought after in another for the moral values attached to it, or the social status that its possession confers. Whether we pursue them for beauty or for supposed virtues, following aesthetic or sociopolitical criteria, some animals (such as tigers, lions, chimpanzees and pythons) see their “value” in the collective representations soar, while others (hyenas, frogs, rats and ravens) are left to nurture their evolutionary paths outside of the realm of human desires.

These hybrid environments now make up a significant (yet often neglected) part of our current ecological landscapes. I am interested in their biological and cultural dimensions, as well as in the different businesses of the beast they uphold. These transpecific communities, in many ways pioneering and cautionary, currently face important ethical, legal, political, metaphysical and technological issues (Kalof et al., 2007). As an extension of an anthropology that looks to better understand the scope of our humanities (Kirksey and Helmreich 2010, Kohn 2007), I therefore seek to grasp the importance – for human societies and the animal populations they shelter – of this interspecific cohabitation that is also, in many ways, a form of coevolution (Shipman et al 2010, Laufer 2010).

Extending my work on jungle backyards and backyards in the jungle, I add to my cartographic enterprise another facet of these emerging

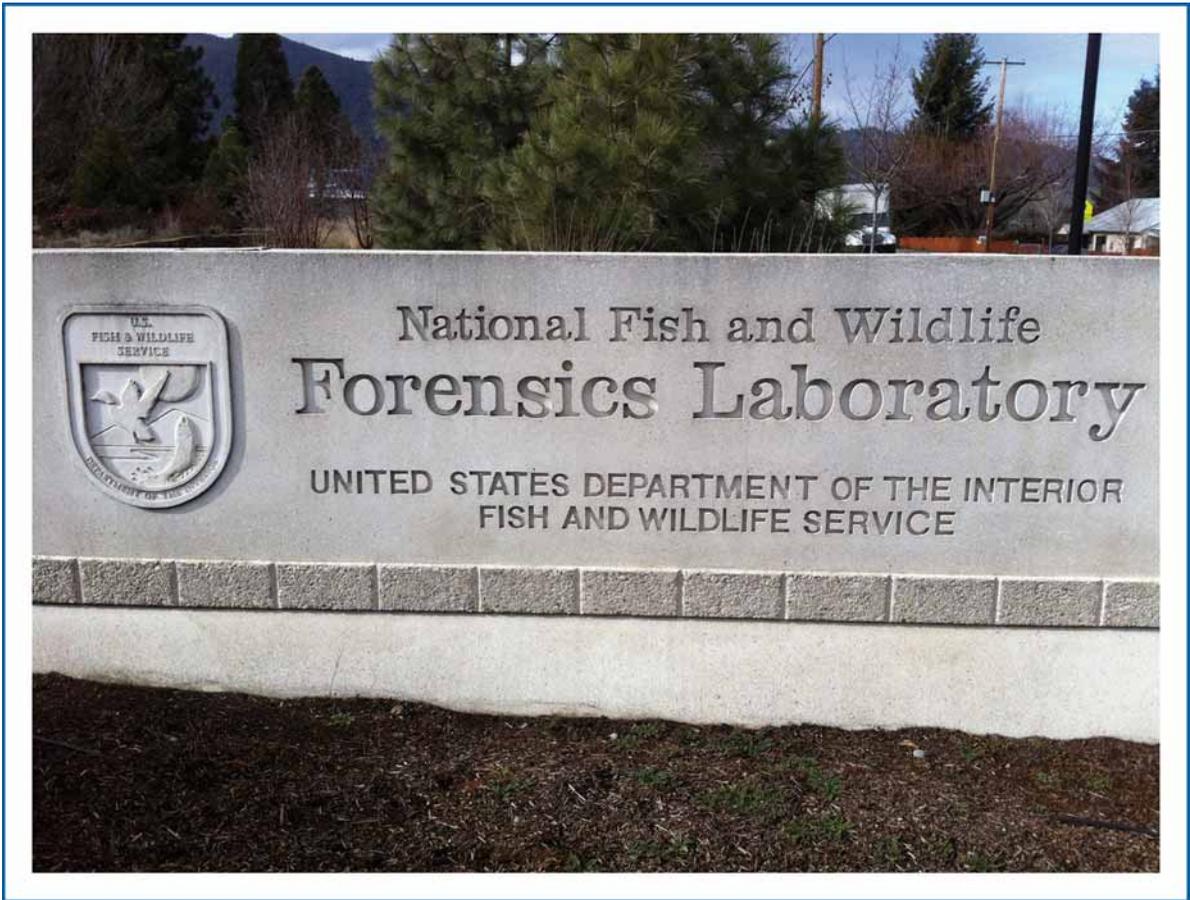


Illustration 2

cultural practices, namely the first forensic lab for wild animals. In fact, how can one know precisely what is (and, perhaps especially, who owned) the raw material of a horn product seized by customs officers? How can authorities instate a rigorous enough protocol to uphold a legal framework, along with laws, rights, prosecutions, and duties towards a piece of bone, towards the one to whom it once belonged? Such are some of the questions that, thanks to an impressive biotechnological arsenal, this laboratory strives to answer.

The US Fish & Wildlife Forensics Laboratory has recently become a major player in the fight against the black market for exotic animals. Capable of determining the true “identity” of any animal fragment, this laboratory now places the most up-to-date technologies in the service of the law (and of the international conservation organizations that strive to enforce it). Indeed, it was, up to now, very difficult to establish the exact

origin of a trafficked animal (dead or alive), or even to prove the exact ownership of a pelt or tooth seized at an airport or in the holds of a freighter. In connecting the whole and the part, the once-living animal and scattered fragments of its DNA, the biotechnological arsenal of forensic medicine allows the authorities to establish precisely (with valid legal proof that is admissible in court) the layout of contraband networks and thus, the genealogy of a still opaque market.

Thanks to the support of the Fyssen Foundation and the extraordinary work environment that is the MIT, I was able to conduct research in the world’s leading laboratory for animal forensics. Located in Ashland, Oregon, on the edge of a community best known for hosting the International Shakespearean Theater Festival, the Wildlife Forensic Lab pursues its relatively anonymous work of identification, classification, protection and conservation.

The basement resembles a weird gallery of evolution showcasing seized animals – stuffed, transformed into carpets, boots or ashtrays, put in boxes or exposed. But this is neither a museum of natural history that has benefited from several centuries of colonial expansion (such as those in Berlin, London or Paris), nor the vault of a large laboratory of scientific research (like the collections of Harvard’s Agassiz Museum). Instead, here lies what American law enforcement has seized from a startling trade in which bits of animality are exchanged and sold, where aesthetics and desire transform an animal life into a memory, a trophy, a medicine or a rug. The semiology is infinite, and the signs that these bodies become here seem to work backwards, somewhat like in a bad scenario where forms don’t quite follow the action. All that is animal, in this laboratory, is recorded in a database, ready to offer a memory to turn back the time, to understand what happened on a certain day – in the forest, the ocean or the savannah, when the metempsychosis prepared its revenge, when bodies were emptied (of blood, of relations with other bodies, of movement) to be filled again (with desire, displacement plans, new links with other bodies, elsewhere and in other ways).

On the ground floor are the laboratories where the autopsies, molecular identification, sequencing of genomes and of events take place. Dr. Pepper Trail and his acolytes reveal the species from which a particular feather was plucked, or a piece of horn collected. In this laboratory operates a semiology that is both analogue (this feather is similar to that of a Brazilian bird) and digital (the DNA of this gray powder confirms it contains tiger). Inductive, deductive and even sometimes abductive logic are at play to determine not only the causal chains that led to an event (the killing of an animal protected by CITES; the nature of a package seized at Los Angeles airport last week), but also the post-crime prospective elements (evidence to be used in court; protocols to uphold international law). But why speak of metempsychosis? Why start with this epigraph, with the well-known story of a butterfly and of one who,

because he dreams, no longer knows what he really is, standing on the edge of a conscience that is not schizophrenic, but demultiplied? Because in this laboratory are played out some pivots of the contemporary human dream. Awake, we watch on our screens a vanishing world, one where the tigers still lived in Bengal and not in Dallas. In this hallucinated awakening, the dream often turns to nightmare for those who still feel the call of the wild(life). Identifying the dead (and their history, origin, filiation, habitat, and ecology) has become critical for understanding not so much what animals are, but what they do, and what we are doing to them. Our technological dependencies tend to enslave imaginations to machines, waking dreams to our screens, and animal investigations to technological devices. What happens in this laboratory, and the ways in which it is still possible to read (as Proust reminds us) or dream (as the butterfly asks of us) thus prove vital for the future of our relationships to animals, both dead and alive.

« By determining the properties of a body and basing its value on these properties, the technico-speciesist logic upholds a complex cosmogony. »

By determining the properties of a body and basing its value (rights, prices, prohibitions) on these properties, the technico-speciesist logic (which determines, thanks to technology, which species a certain animal belongs to – without questioning the bases, very controversial in anthropology, of what species are, or not) upholds a complex cosmogony. It is this foundation that I strive to map.

To be able to determine to which whole, to which body, an animal part belonged... what does this operation teach us, anthropologically and philosophically? For example, is a tiger penis invariably *penis*, and is it necessarily *tiger*? If the penis is powdered, for example, or if the animal to which the penis belonged was the end product of specialized breeding, what is missing (and/or gained) in characterizing the part as belonging to such or such *whole* (i.e. characterized differently and differentially by contemporary taxonomic nomenclature, traditional Chinese medicine or the lucrative wildlife trade)?

It will be well understood here that any *whole* might well be otherwise defined, as parts always

belong to several sets. Let's apply logical reasoning to an empirical situation: if I consider a skin and feather handbag and ask what that handbag is, I understand that the answer will be different from the point of view of the animals to which the skin or feathers belonged, the point of view of the poacher/hunter, the craftsman who sewed them together, the buyer, the states, their trade and exchange treaties, etc. My cartographies are not interested in moral issues (whether it is good or bad to make, sell or seize the handbag), but rather in what this bag (from its materialities to its affectivities) is, and does. And for whom! According to which relationships... In this perspective, the animal forensic lab serves as an experimental field, as it opens many of these questions. It is a place of definitions, of powers and of cosmogonic actualizations. What is an animal, after all? To say *tiger* is to include a whole cohort of animal forms, certainly quite different from each other, in the same set, and to treat this whole in a homogeneous way. That one tiger had a certain existence or that another one another existence does not matter – they were tigers, and must thus be protected. I am not sure the same reasoning applies equally to all species. There is hence a sort of arbitrariness at play, an arbitrariness that for the anthropologist is a kind of unexplored cornerstone. And this cornerstone is a political affair when it produces proof, culprit and captive – in other words, when it serves as law.

Summary

By providing the authorities with valuable information, the National US Fish & Wildlife Forensics Laboratory can be used to indict important traffickers, but also, in the longer term, to influence the evolutionary course of fragile animal species. The latest medical and biotechnological advances make it possible to trace, classify and better control the inclusion of an organism in a taxon and, consequently, its eligibility for a conservation program. However, these molecular and statistical tools now serve as a narrative frame as well as legal evidence to trace and determine the contour of some hitherto mysterious humanimal interactions (we actually know very little about clandestine breeding centers and parallel capture and export channels). This new political economy is therefore based on a delicate combination of genetic determinism and cultural

belonging, and is capable of informing the very idea of animal life.

This is why this new production of evidence gives rise to important debates, both technical and ethical. By providing very accurate data on an individual's biological membership, the US Fish & Wildlife Forensics Laboratory raises the issue of norms and of the biopolitical devices that uphold their production. An animal body whose parts can be reconstructed, caught in a complex network of interactions, then becomes a privatizable body whose value can be determined.

Thus, by focusing on the historical, cultural, but also economic, scientific, legal and political relations sustained by our humanity in contact with animals, I seek to refine my understanding of the mechanisms that confer a particular value to certain species. Indeed, some of our current conservation practices dictate the future of whole species (Norton 1995). However, such trusteeships are most often based on ideological discourses, as well as imaginaries that are in many ways programmatic, that help define the status of one animal or another. As it introduces practices previously restricted to scientific research and provides evidence to combat exotic animal traffic, the US Fish & Wildlife Forensics Laboratory is becoming a key player in the current conservation debates surrounding endangered species.

However, most of the time, the issue is treated through a sensationalist lens, while the rare documents that mention it convey the partisan positions of civil associations (see bibliography). And while animal forensic medicine continues to develop (through university programs, specialized training, the publication of technical manuals, the establishment of an international network of professional associations), few concrete critical analyses are actually produced, let alone ethnographies or studies aimed at understanding the phenomenon in a comprehensive way.

I therefore endeavoured to simultaneously examine emerging practices, complex knowledge, and often performative discourses. In this sense, the originality of my research program is threefold. (1) In considering exotic animal trafficking as a total cultural phenomenon, I simultaneously examine the economic and social practices that sustain it, the modes of production of scientific knowledge and the political-legal

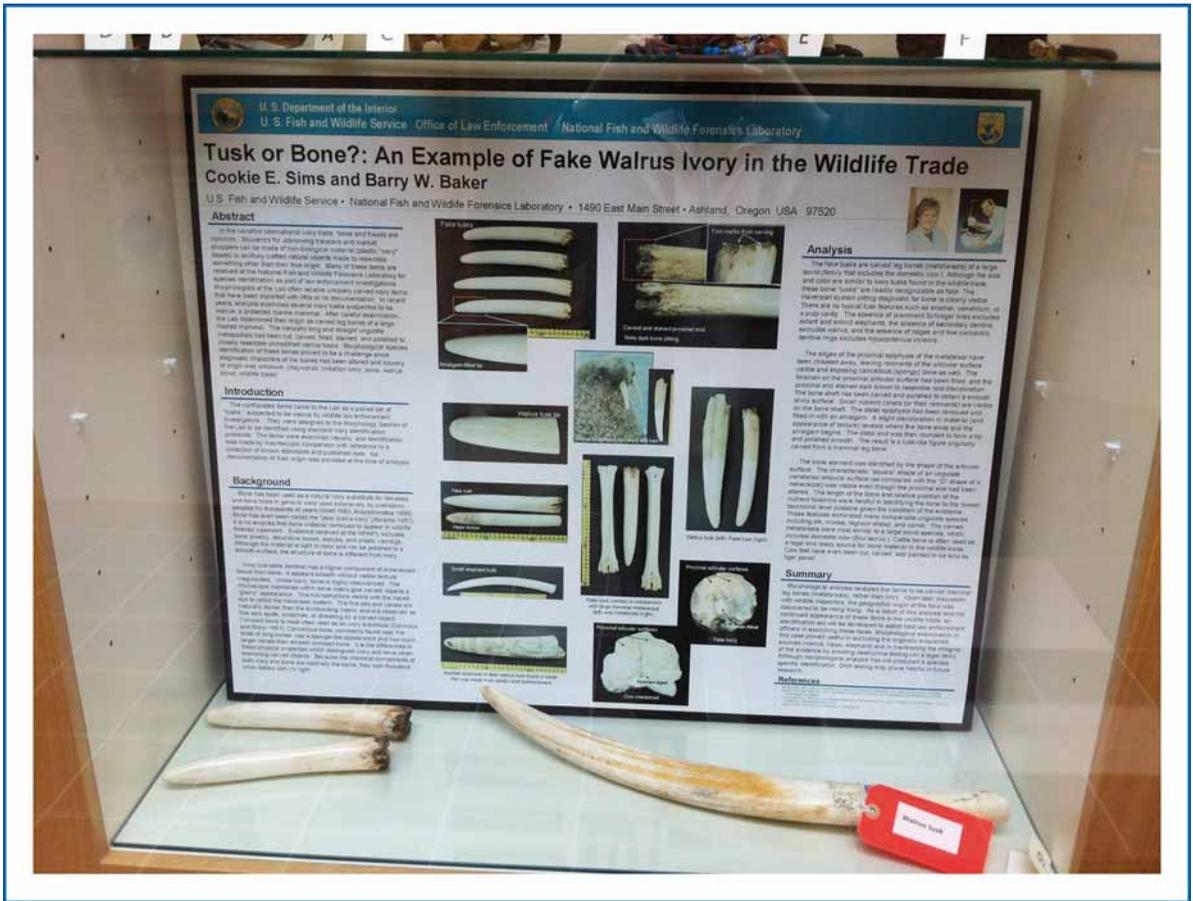


Illustration 3

devices that apprehend it, as well as the collective representations and programmatic imaginaries that underpin it. (2) In considering this phenomenon from the standpoint of forensic medicine, I simultaneously problematize, historicize and analyze two major realities of our contemporary humanimalities, namely the current representations of our relationships with animals and the behaviours that arise from them. (3) In examining the anthropological and biopolitical aspects of clandestine animal networks, I highlight the importance of such networks for our human cultures and the evolutionary potential they bring about.

In short, this research project extends my previous work on garage jungles, this time focusing on the scientific and legal practices that, in parallel to international trafficking of exotic animals, develop tools, but also representations and techniques, that could constitute, for our

humanimalities, a genuine revolution. As they actualize the possibilities offered by major biotechnological advances, the first animal medicine laboratories prefigure the (re)framing of life itself. In doing so, they immerse conservation projects in controversies that go beyond the issue of preservation of endangered species, or even the straightforward application of the laws in place to fight illegal wildlife trade.

By mapping these new practices as accurately as possible, I hope to contribute a better understanding of the logic that implicates the future of entire animal populations, and of human societies now endowed with powerful powers of control and protection, but also of normalization.

Aknowledgements

I gratefully acknowledge the support of the Fyssen Foundation. It is never very easy to start

a career as a university researcher; there are many obstacles, doubts, junctions in our precarious paths. Without the trust and help of the Fyssen Foundation, I would not have been able to get a first postdoctoral contract at the prestigious MIT,

nor would I have had the opportunity to develop my research there. It is therefore with a joyful indebtedness that I share today the preliminary results of my investigation in the land of the molecular animal.

Partir pêcher, partir se marier : l'économie affective au sein de la résidence uxorilocale Guna (Panama)¹

Diego MADI DIAS

Chercheur affilié au LAS, Collège de France

Résumé

Cet article propose un regard sur les Guna à travers le prisme de la résidence, la maison constituant un lieu privilégié de communion et d'échange des ressources. Je montre d'abord que la dynamique de résidence à Gunayala repose sur une « économie domestique des pensées » : une personne paresseuse (*wiegala*) est considérée comme quelqu'un qui ne pense pas à autrui (*binsaed suli*). Elle est ainsi qualifiée de *sunnasuli* – « qui n'est pas un véritable parent » ou simplement « méchante ». Le don est le langage mobilisé par les Guna dans le cadre des transactions ayant lieu dans le contexte de l'intimité. Je cherche ici à explorer les conséquences de l'éthique de la convivialité Guna ayant trait à la condition masculine : la pensée des hommes envers leurs épouses comme condition de fixation et de permanence dans la maison des affins. Le problème de l'échange est analysé sur les bases mythologiques, rituelles et sociologiques de l'uxorilocalité. Cela permet notamment d'envisager l'effort de consanguinisation de l'affinité dans les termes d'un drame résidentiel : le drame de l'alliance ou l'alliance en tant que drame.

Mots-clés

Genre, intimité, éthique, uxorilocalité, masculinité, Guna

Leaving to fish, leaving to marry: the affective economy in Guna uxorilocal residence (Panama)²

Abstract

This article proposes to look at the Guna through the prism of residence, the house constituting a privileged space of communion and resource exchange. I begin by showing that residence in Gunayala is based on a “domestic economy of thoughts” : a lazy person (*wiegala*) is deemed to be someone who does not think of other people (*binsaed suli*) and is thus called *sunnasuli* – “not a true relative” or simply a “mean person”. The gift is the language used by the Guna in transactions that take place within a context of intimacy. Here I seek to explore the consequences of the Guna ethic of conviviality in relation to manhood, considering the thought of men towards their wives as a condition of fixation and permanence in the house of affines. The question of exchange is analysed from the mythological, ritual and sociological bases of uxorilocality, allowing us to reimagine the attempt to consanguinize affinity as a residential drama: the drama of alliance or alliance as drama.

Keywords

Gender, intimacy, ethics, uxorilocality, manhood, Guna

¹ Jusqu'à récemment appelé « Kuna », ce groupe amérindien parle une langue de la famille Chibcha. Originaires de la forêt tropicale colombienne, leurs ancêtres ont migré tout au long du XIX^e siècle vers la partie orientale de la côte atlantique du Panama, occupant ainsi la région correspondant aujourd'hui à l'archipel de San Blas. Sa population actuelle est de 80 526 habitants (recensement national, 2010).

² Until recently called “Kuna”, this Amerindian group speaks a language from the Chibcha family. Originally from the Colombian tropical forest, their ancestors migrated throughout the nineteenth century to the eastern part of Panama's Atlantic coast, thus occupying the region corresponding today to the San Blas archipelago. Its current population numbers 80,526 inhabitants (2010 national survey).

Cet article cherche à explorer les conséquences de l'éthique de la convivialité Guna ayant trait à la masculinité : la pensée des hommes envers leurs épouses comme condition de fixation et de permanence dans la maison des affins. Le problème de l'échange est analysé sur les bases mythologiques et rituelles de l'uxorilocalité.

D'un point de vue formel, nous savons bien qu'il ne fait aucune différence si ce sont les hommes qui s'échangent des femmes ou le contraire – c'est ce qu'argumenta Lévi-Strauss (2007) en réponse à la critique féministe concernant la « circulation des femmes ». Cependant, dans le cadre des interactions dans le contexte de co-résidence, j'ai pu observer que l'impératif de l'échange est expérimenté par les Guna à partir des attentes et des intentions qui sous-tendent une économie des affects. La séparation d'un fils, dont le potentiel productif sera transféré vers une autre unité résidentielle, révèle un certain *ethos* matrimonial, c'est-à-dire la manière affective selon laquelle l'alliance est vécue. Je souhaite suggérer que l'alliance et la résidence post mariage chez les Guna peuvent être analysées comme un drame, élaboré notamment dans le mythe d'origine des chansons féminines et performaté dans le rituel du rapt du fiancé.

La capture des filles des étoiles : origine des chants de Nadili³

Jadis, les hommes formaient l'écrasante majorité. Il n'y avait presque pas de femmes. Dans la forêt du Darién, un couple vivait avec ses quatre enfants, quatre garçons. Chaque jour, le père préparait *manisuar*⁴ pour que leurs fils deviennent forts et travailleurs. Le temps passait et les enfants grandissaient : ils travaillaient aux champs et possédaient une importante plantation de bananes. Ils étaient devenus d'excellents chasseurs de porcs sauvages et rapportaient de la nourriture en abondance à la maison. C'est pour cette raison que toutes les femmes célibataires

les voulaient pour époux. Mais ces quatre frères ne se mariaient pas. Leur mère, dans le plus grand secret, préparait des bains thérapeutiques pour leur enlever toute attirance envers les femmes. Au fur et à mesure, ces jeunes hommes développèrent une véritable aversion pour les femmes, à tel point que leur propre mère les dégoûtait. Sa seule odeur leur devenait insupportable. Ils réfléchirent beaucoup et se décidèrent à partir. Ils marchèrent quatre jours durant au cœur de la forêt et construisirent une maison sur les berges d'un lointain cours d'eau. Au cours des premiers mois, ils travaillèrent dur pour pouvoir s'installer. En plus de leurs récoltes, ils chassaient avec grands succès. À tel point que les peaux des animaux chassés obstruèrent la rivière. Un jour, de retour du travail, ils retrouvèrent leur maison parfaitement propre et ordonnée. Ils aperçurent du *madun* – boisson à base de bananes et de cacao. Le repas était prêt. Mais il manquait un morceau de viande. En sentant une odeur répugnante, les quatre frères pensèrent que leur mère était passée par là. Ils réfléchirent beaucoup et décidèrent de partir à nouveau : ils marchèrent durant deux jours et construisirent une nouvelle maison, encore plus éloignée, sur le cours supérieur de la rivière. La mère se lamenta de nouveau de la perte de ses fils. Dans leur nouvelle maison, les frères pensèrent s'être débarrassés de leur mère pour toujours. Un beau jour, lorsqu'ils arrivèrent du travail, ils trouvèrent une nouvelle fois leur maison ordonnée. Ils aperçurent du *madun* et le repas préparé. Leurs habits étaient lavés et il y avait également des graines de coton dispersées sur le sol. Mais cette fois, un parfum agréable embaumait le lieu. Les jeunes hommes décidèrent que le benjamin resterait à la maison afin d'observer ce qui se passerait en leur absence. Le lendemain matin, les trois autres frères partirent aux champs. Le plus jeune se cachait derrière un grand arbre proche de la maison, lorsqu'il entendit un grand bruit venu du ciel. Un grand disque doré s'approcha et atterrit face à la maison. Quatre belles sœurs sortirent de cette soucoupe volante. Elles entrèrent dans la maison et se mirent à travailler : préparèrent le *madun* et cuisinèrent la viande. Elles partirent ensuite chercher de l'eau à la rivière, lavèrent les vêtements et nettoquèrent la maison. En fin d'après-midi, chacune d'elles s'installa dans le hamac qui était celui de son « mari » : elles voulaient se marier. Les sœurs se

³ Version de Pablo Nuñez Perez (juillet 2011).

⁴ Boisson médicinale préparée par l'infusion de bois rougeâtres. Paolo Fortis (2008 : 79) évoque son effet aphrodisiaque : *When a young man takes his purpa strengthening medicine, people often comment laughing that for a while he will not leave his wife to sleep. Such comments point to the fact that a strong purpa makes a person more willing to make love and more fertile.*

reposèrent, tout en triant des graines de coton, en attendant que le disque d'or vienne les chercher. Le lendemain matin, les jeunes hommes restèrent tous à la maison pour capturer les filles des étoiles. Ils restèrent cachés toute la journée, observant les quatre jeunes femmes au travail. Au moment où elles s'allongeaient pour se reposer, les frères se précipitèrent dans la maison, capturant chacun la femme qui occupait son hamac. Mais comme elles étaient très fortes, trois d'entre elles réussirent à s'échapper. Maninadili, Igwanadili et Inanadili retournèrent dans le disque doré qui les attendait devant la maison. Le frère le plus jeune était encore en lutte avec Olonadili lorsque le disque décolla. Il avait réussi à la capturer. Les jours suivants, le plus jeune des frères resta à la maison pour empêcher Olonadili de s'enfuir. Elle raconta que les quatre sœurs avaient prévu de se marier avec les jeunes hommes, mais qu'elles avaient été effrayées. Les frères décidèrent qu'Olonadili devrait se marier avec le plus vieux d'entre eux, mais elle n'était pas d'accord. Elle décida de s'unir avec le plus jeune. Les garçons retournèrent dans leur village natal avec Olonadili, qui tomba enceinte et donna naissance à une petite fille. Chaque jour, elle chantait pour que sa fille ne pleure pas :

Lorsque tu seras grande
Tu aideras ta mère à aller chercher de l'eau dans
le fleuve
Maintenant, tu ne penses qu'à pleurer
Pourquoi pleures-tu ?
Ta mère balance le hamac
Ta mère chante et joue de la maraca
Ton père est loin, il pense à toi
Ton père travaille pour toi

Les voisines d'Olonadili ont entendu ses chansons et ont commencé également à chanter pour leurs enfants.

Après quelques mois, la fille d'Olonadili tomba gravement malade et mourut. Olonadili chantait et pleurait en même temps :

Tu es partie et je pense encore à toi
Je pense beaucoup dans mon cœur
Même quand la pluie était forte, ton père allait
travailler
Ton père a planté du maïs et du cacao pour toi
Maintenant, tu ne penses plus à ta famille
Chaque nuit, avant de dormir, je penserai à ton
nom

Les femmes qui écoutaient Olonadili sont devenues tristes... Elles ont commencé à chanter,

elles aussi, pour exprimer leur tristesse. Avant la venue d'Olonadili, les femmes ne savaient pas chanter pour leurs enfants ni même pour leurs morts. Olonadili enseigna aux femmes Guna à chanter.

Le rapt du fiancé

Le mariage chez les Guna était autrefois négocié entre les familles, le couple ignorait la future alliance jusqu'au moment du rapt du fiancé. Actuellement, le mariage est le fruit d'une relation spontanée. Même dans ce nouveau contexte, sa forme rituelle a malgré tout été maintenue. Le rapt du fiancé produit et rend public un changement inattendu par la communauté, tant dans les relations de parenté que dans la situation de résidence. Aujourd'hui encore, la surprise et la résistance mises en scène par le fiancé font partie de la performance rituelle. Il joue comme s'il tentait de fuir et provoque ainsi l'euphorie du public. La fête du mariage est appelée *gagalegged* (traîner, tirer vers soi) et a lieu après deux étapes : la recherche d'un mari (*sui amie*) et sa demande en mariage (*sui egised*).

La cérémonie du mariage débute lorsqu'un groupe d'hommes surprend le fiancé, généralement la nuit ou lorsqu'il boit de l'*inna* (*chicha fuerte*). Le mariage n'est pas annoncé à l'avance et provoque une grande surprise parmi les villageois. Le jeune homme est alors capturé, il est ensuite porté par les bras et les jambes et emmené jusqu'à la maison de sa future épouse, où il vivra parmi ses affins. Le fiancé feint la résistance. Il est traîné par ses amis les plus proches qui sont déjà mariés. Ceux-ci ont choisis au préalable le chemin à emprunter pour arriver jusqu'à la maison de mariage. Un petit cortège les accompagne dans les rues du village. Les Guna me disaient qu'il est très important de crier *gagalegged, gagalegged* (traîner, traîner), « pour que tout le monde le sache, pour que tout le monde vienne voir ».

En arrivant à la maison de la jeune femme, le fiancé est alors déposé dans le hamac de sa future épouse, qui attend assise sur un banc dans un coin de la maison. Elle est vêtue de ses plus beaux atours, et se couvre le visage d'un *muswe* – voile faisant partie du costume féminin traditionnel.

Certains des hommes qui ont amené le fiancé se dirigent alors vers la jeune femme. Au moins

l'un d'entre eux doit rester aux côtés du jeune homme, au cas où il cherche à s'enfuir. Il est encore dans son rôle, dans la mise en scène de sa résistance, ce qui provoque les rires des personnes qui s'agglutinent à l'intérieur ou autour de la maison, venues épier la scène à travers les fentes des murs de *caña blanca*. La jeune femme est alors saisie à son tour et mise dans le hamac dans lequel se trouve déjà son futur mari. La mère ou une tante de la mariée apporte un peu de braises et les met sous le hamac « pour que le couple n'ait pas d'enfants aveugles ». Les amis du fiancé balancent le hamac avec force, tout en criant :

arbae! Travailler !
sabburbali! Aller aux champs !
ua soe! Pêcher !
negsobod! Construire des maisons !
inmar nudaggo! Faire des réparations !

Les jeunes mariés se lèvent et vont jusqu'à l'entrée de la maison : ils reçoivent un bain nécessaire pour « rafraîchir les corps ». La relation sexuelle n'est pas encore autorisée. Tous ceux qui vont quitter la maison pour se diriger vers le jardin seront mouillés à leur tour, de même que les amis qui ont amené le fiancé. Ces derniers tordent leurs t-shirts, tout en attendant la nourriture qui leur sera offerte. Les *sagla-dummagan*, chefs de la communauté, ont déjà pris connaissance du mariage. Ils viennent rendre visite à la maison de la jeune mariée et recevront eux aussi de la nourriture. Les *sagla-dummagan* offrent alors au couple une cession de conseils⁵.

- Maintenant, vous allez vivre ensemble. Vous allez vous aider l'un l'autre. Il est très important que vous soyez toujours heureux !
- Pour voir ton mari heureux, tu ne dois pas être paresseuse ! Tu dois travailler pour lui : lui offrir du *madun* tôt le matin, « à l'heure à laquelle on peut déjà percevoir les choses, mais pas encore sentir la chaleur du soleil » ; lui servir une bonne nourriture lorsqu'il arrive de son travail dans les champs, fatigué et affamé ; lui laver ses vêtements et aller chercher de l'eau pour que vous puissiez prendre vos bains ; maintenir la maison propre et en ordre, puisque c'est là que vivront vos enfants.

- Pour voir ton épouse heureuse, tu ne dois pas être paresseux ! Tu dois travailler pour elle : aller chercher des noix de coco et des bananes plantains pour préparer le *dulemasi* ; rapporter beaucoup de poissons pour qu'elle puisse les distribuer en ton nom ; réparer le toit de la maison quand il y aura eu une tempête ; cultiver des aliments pour tes enfants et penser à eux pour qu'ils n'aient jamais faim.

Le rituel du rapt du fiancé prend fin après cette séance de conseils et de distribution de nourriture. L'époux rentre à sa maison de naissance. Dans les quatre jours qui suivent la cérémonie *gagalegged*, le père de l'épouse doit aller chercher son gendre et le reconduire jusqu'à la maison de mariage. Le jeune homme se repose alors dans le hamac de son épouse. Durant ces quelques jours, l'époux peut encore se cacher, et ainsi, ne pas consommer le mariage. Chaque jour, le couple passe un peu plus de temps ensemble dans le hamac. Le quatrième jour, finalement, ils passent la nuit ensemble. Le lendemain matin, le jeune homme part aux champs avec son beau-père. Il s'agit là du premier travail qu'il doit réaliser pour son épouse : il doit rapporter du bois pour la cuisine. Lorsqu'il rentre des champs, le jeune homme est reçu par son épouse avec un gobelet de *madun*. Il lui donne alors ses vêtements sales pour qu'elle les lave. À partir de ce moment-là, ils vivront ensemble (*ebogwa*).

La mère et l'épouse

Le mariage chez les Guna place la mère du fiancé en tant que sujet par excellence de l'échange matrimonial. La version du mythe présentée par Guerra & Sanchez (2000 : 42) indique que le père des jeunes hommes aurait accepté une proposition de mariage pour ses fils, bien que leur mère l'aurait refusée :

Yo no he alimentado a mis hijos para que sean esclavos. Yo me sacrificué por ellos, y tengo que ser la primera en ser atendida y alimentada por ellos. A mis hijos no los dejo cargar plátanos, zapallos u oteos para otros, sino para mí.

Selon la version de Valdez (*in* Chapin 1989 : 111), pendant que les garçons grandissaient, la madre comenzó a temer por el día que se fueran de casa, ya que los hombres, al casarse pasan a las casas de sus señoras. Ella pensó : He criado a mis hijos de manera que sean ayuda para mí y no para otras personas. Quiero que se queden en casa conmigo para siempre.

⁵ Conseil matrimonial auquel j'ai assisté en mai 2014, traduit simultanément en espagnol par Pablo Nuñez Perez.

Le comportement égoïste de la mère qui refuse l'alliance met en lumière une séquence d'actions qui bouleversent les idéaux de genre, de parenté et de résidence :

1. Renoncement maternel quant à la participation dans la dynamique de l'échange matrimonial (action subversive originale)
2. Évasion masculine sans réalisation de l'alliance
3. Superproduction contreproductive : le cuir des animaux en arrive à obstruer le cours du fleuve
4. En dehors du contexte de co-résidence, appropriation inappropriée d'un morceau de gibier de la part de la mère
5. Capture de la femme dans le hamac de son futur mari
6. Réalisation virilocale de la résidence post-maritale

Par le biais de cette séquence d'actions subversives, le mythe :

[A] 1, 2 – aborde les problèmes qui découlent du manque de relation d'affinité et renforce par là même le caractère impératif de l'alliance chez les Guna ;

[B] 3, 4 – thématise le travail masculin à partir de l'absence d'épouses et de la présence inadéquate de la mère dans un contexte qui n'est pas de co-résidence, abordant ainsi le thème de la régulation féminine de la production ;

[C] 5, 6 – présente le mariage et la résidence post-mariage par le biais d'une inversion des idéaux de genre, nous offrant ainsi un commentaire sur l'esthétique de la résidence post-maritale.

Finalement, avec la mort de la fille d'Olonadili, le mythe tente de corriger la situation de la résidence : l'enfant part vivre avec ses tantes, filles des étoiles, et laisse sa mère avec le cœur plein de pensées. Le mythe d'Olonadili démontre donc que la production de la socialité a un prix pour les relations consanguines d'un homme, à partir de son inscription dans un groupe interactionnel qui met en jeu la communication réitérée entre deux classes de femmes.

[A] le caractère impératif de l'alliance chez les Guna

Au quotidien, l'interaction entre femmes affines prend la forme de prestations systématiques à partir de l'offre de nourriture. En se déplaçant dans les rues de Gunayala, un observateur attentif pourra percevoir la circulation vigoureuse de plats de nourriture. Ils sont transportés par des jeunes femmes et offerts à la maison de naissance d'un homme.

Les hommes à Mammidub me disaient qu'une bonne épouse est celle qui pense aussi à leur mère à eux en leur envoyant une quantité généreuse de nourriture. Cette donnée nous permet de reconsidérer l'observation de Nordenskiöld selon laquelle "*his relatives receive no compensation from his wife's family, but instead, they lose one unit of working power*". Le fait qu'une femme puisse ne pas penser à sa belle-mère est souvent motif de tensions conjugales et peut provoquer des plaintes voire même des pleurs de la part d'un homme saoul. La mère d'un homme marié, cependant, reçoit presque toujours ces présents en rouspétant. Elle porte des accusations de mesquinerie et ne mange pas ce que sa belle-fille a pu lui offrir. Avec la nourriture provenant de la maison de mariage de son fils, elle a l'habitude de préparer de l'*oros-sopa*, un plat considéré par les Guna comme étant une variation mineure du *dulemasi*⁶.

L'interaction entre femmes affines se réfère idéalement aux positions de W⁷ et M, mais se trouve dépersonnalisée au niveau du système d'attitudes. Une femme peut offrir de la nourriture à la maison natale de ses ZH ou DH co-résidents. Dans la maison de naissance, HZ et HMZ peuvent également recevoir et évaluer le don provenant de la maison de mariage. Un homme marié peut ainsi être considéré comme un axe de relations entre deux maisons ou deux classes de femmes.

L'offre de nourriture démontre l'interaction entre les maisons de naissance et de mariage, qui assument la position de *personnes morales* (Lévi-Strauss 1979, 1984) à partir de la désujétisation des ressources masculines. Ce procédé correspond à la technique de la cuisson. Lors de l'étape du choix du mari (*sui amie*), il est important que celui-ci ait été préparé par sa famille d'origine. À Mammidub, on dit souvent d'un jeune qui ne sait pas travailler qu'il est « un peu cru » (*maggi maggi*). Le jeune homme qui se marie ne peut pas

⁶ Sur ce thème, voir Margiotti (2010 : 71-80). *Oros Sopa* : soupe de noix de coco accompagnée de riz dans laquelle une petite part de protéine animale peut être ajoutée. *Dulemasi* : soupe de noix de coco avec de la banane ou de l'igname, accompagnée d'une portion individuelle de poisson, de crabe ou de gibier.

⁷ W - wife (épouse) ; M - mother (mère) ; ZH - sister's husband (le mari de la sœur) ; DH - daughter's husband (le mari de la fille) ; HZ - husband's sister (la sœur du mari) ; HMZ - husband's mother's sister (la sœur de la mère du mari).

être cru. De même, les présents faits à la maison de naissance ne se présentent jamais sous la forme d'aliments crus, mais comptent sur l'investissement affectif (sur la pensée, diraient les Guna) des femmes qui vivent dans la maison de mariage.

Les femmes mariées, qui ont été évaluées par la mère du fiancé en fonction de leur générosité ou de leur avarice, pensent constamment à leur belle-mère. Elles répondent ainsi au don original dans un flux de prestations qui met l'accent sur le comportement altruiste (penser à autrui). La vieille dame, de son côté, se plaint et ne mange pas : elle produit son propre manque de nourriture, peut-être comme manière de communiquer son insatisfaction liée à la perte disproportionnée de son fils.

[B] la régulation féminine de la production

L'histoire sur l'origine des chants de Nadili va à l'encontre d'une certaine division du travail par

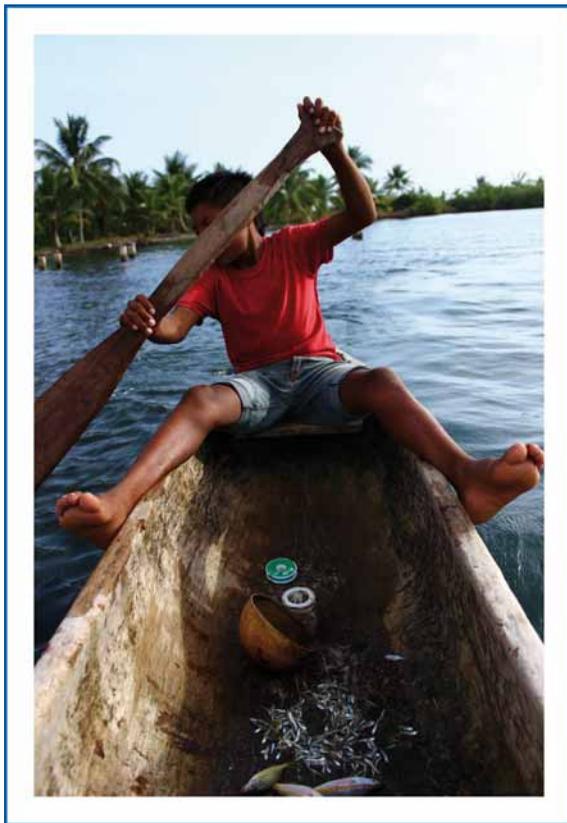


Photo 1 : Iban pêche dans les environs du village de Mammidub

genre qui serait structurée entre la production de la culture et la reproduction de la nature. Olonadili apparaît comme une véritable héroïne culturelle : elle a enseigné les berceuses et les chants funéraires, technologies poétiques cruciales dans le processus de faire ou défaire les personnes, contextes d'énonciation dans lesquels l'extérieur productif apparaît subordonné à la reproduction de la parenté.

Le problème de la régulation productive apparaît initialement dans l'épisode lors duquel les jeunes hommes, isolés en groupe masculin, en deviennent extrêmement productifs. Ce passage démontre une superproduction problématique puisque le cuir retiré des animaux en arrive à obstruer le fleuve.

L'absence d'épouses provoque un déséquilibre dans l'écologie des relations de genre, et par là même, un excès désintégrant du *socius*. Ensuite, lorsque la mère vole un morceau de gibier, nous nous retrouvons face au problème de la régulation, cette fois-ci en ce qui concerne le droit relatif à la production d'un homme. Hirschfeld et Howe (1981 : 306) suggèrent ici une subversion de la réalité opérée par le mythe : "*normally, women control by right the distribution of food, but here the mother acts like a thief, taking what belongs to the boys*".

Dans le passage de la mère qui vole un morceau de gibier, il faut dire qu'elle est liée aux jeunes hommes en vertu d'une co-résidence discontinue. Même dans la vie quotidienne, le fait est que l'appropriation des produits du travail d'un homme par sa maison de naissance constitue matière à accusations de vol et peut amener au divorce (Margiotti 2010 : 86)⁸.

Les épisodes 3 et 4 du mythe nous présentent un régime de différence qui est organisé en deux classes de femmes : les femmes consanguines, et les femmes affines en relation à l'égo masculin. Cette observation me semble importante, dans la mesure où elle nous permet de mettre en lumière de nouvelles possibilités de compréhension de

⁸ Ce point a été abordé lors d'un conseil matrimonial offert à un jeune marié : *Traemos las cosas a la casa, y ya no son nuestras. Son de nuestras esposas. Se las das a tu esposa cuando regresas. Ella decidirá que hará con ellas.* (Salcedo in Howe, Chapin & Sherzer 1980 : 66)

l'économie productive dans le contexte de la résidence uxoriocale⁹.

La distinction entre femmes consanguines et femmes affines nous permet de considérer l'alliance chez les Guna comme une expropriation et une appropriation du travail masculin. Le droit relatif à la production d'un homme, cependant, équivaut à une économie des pensées ou des affects, dans la mesure où les Guna conçoivent chaque activité productive comme l'affirmation du comportement altruiste ou la manifestation de la pensée à autrui. Les données Guna n'autorisent pas une distinction entre « l'intérêt économique » et la « dimension émotive » qui lui est liée¹⁰.

Lorsqu'un homme revient au village, après une journée de travail, il est en capacité de démontrer qu'il n'a eu de cesse de penser à son épouse qui est restée loin de lui. L'arrivée d'un pêcheur est une occasion de démonstration publique d'affection, sérieusement investi par l'expectative et l'anxiété. Un homme ressent de la joie lorsqu'il arrive à la plage et que son épouse l'attend. Cette dernière en profite pour commenter les conditions de la mer, parfois avec préoccupation. Lorsque le pêcheur a rapporté beaucoup de poissons, le couple s'amuse et commémore ensemble le fait que ces nombreux poissons seront redistribués en son nom (*e nuggined*). L'arrivée d'un pêcheur est vécue par les hommes et les femmes comme un moment d'extrême solidarité conjugale, situation où le couple se perçoit comme une unité productive dans le contexte de la famille élargie.

[C] l'esthétique de la résidence post-maritale

Dans la mesure où il nous renseigne sur un régime de différence fondé sur la résidence, le

⁹ Une grande partie des interprétations concernant le mariage et la résidence chez les Guna privilégie la relation entre affins masculins, et met en avant l'institution du « bride-service ». Ces travaux se rapprochent du style analytique défini par Viveiros de Castro (1996) comme « économie politique du contrôle » (e.g., Nordenskiöld 1938; Holloman 1969, 1976; Howe 1985).

¹⁰ Comme cela semble avoir été le cas dans l'analyse de Hirschfeld & Howe (1981 : 319, note 35).

mythe établit les paramètres de « l'appréciation de la forme adéquate » (Strathern 2010 : 3). Les Guna considèrent « moche » lorsqu'un homme rompt avec la solidarité conjugale et offre les produits de son travail directement pour sa maison de naissance, où vivent ses sœurs et sa mère (Margiotti 2010 : 86).

Margherita Margiotti (2010 : 165-169) note que le ma-

riage produit une reconfiguration de la mémoire de la parenté : un homme qui vit avec ses affins cesse d'appeler ses sœurs par leur prénom et les nomme alors « épouse d'untel ». Ainsi, « oublier les sœurs » (« forgetting sisters », cf. Margiotti 2010) et « penser à l'épouse » sont des impératifs qui accompagnent l'insertion d'un jeune homme dans un contexte résidentiel relativement hostile, dans

“ La distinction entre femmes consanguines et femmes affines nous permet de considérer l'alliance chez les Guna comme une expropriation et une appropriation du travail masculin.”

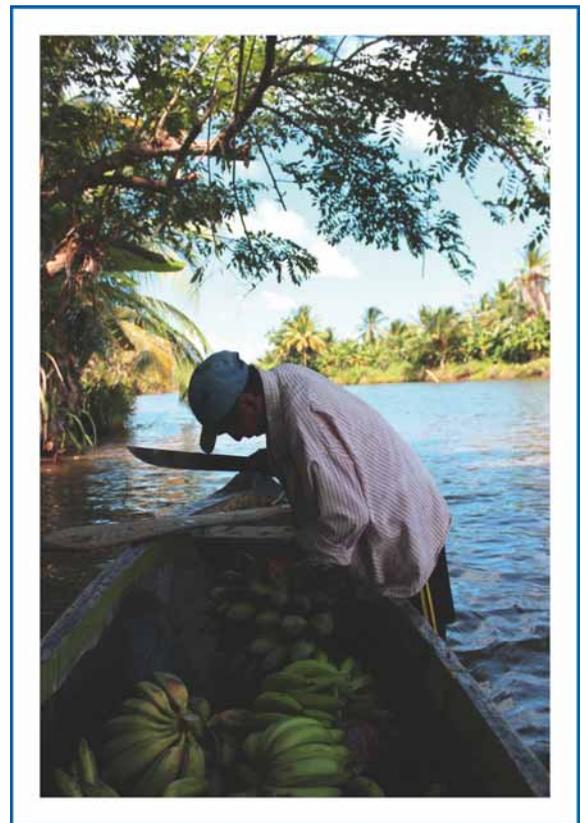


Photo 2 : Pablo apporte de la nourriture à la maison

lequel les liens de solidarité consanguine doivent être défaits et substitués. Le déplacement d'un homme vers une autre unité de résidence se fait de manière progressive et son incorporation à la maison de mariage est précaire, jusqu'à ce que le couple ait des enfants. Jusqu'à cet événement, l'époux consomme encore certains repas dans sa maison de naissance, où il pourrait retourner en cas de maladie grave (Margiotti 2010 : 55).

Un homme récemment marié se trouve dans une dynamique particulière d'alimentation. Cela nous permet d'illustrer la réflexion lévi-straussienne (et amérindienne) quant à la situation de Lune dans le mythe 361 des Mythologiques (Lévi-Strauss 2006 vol. 3 : 38 ; Gonçalves 2007). Lune a deux épouses : la première l'alimente bien, l'autre non. Elles se détestent et doivent vivre en deux lieux séparés. Selon Lévi-Strauss, la duplication de personnages similaires mais non équivalents fait émerger le chromatisme comme manière d'opérer des médiations, par le biais de différences infimes (Gonçalves 2001, 2010).

L'esthétique de la résidence post-mariage fait pourtant référence à l'idéal de substitution des relations consanguines. Lors des nombreux conseils matrimoniaux, le *sagla* d'une communauté explique au jeune homme récemment marié qu'il se doit de respecter sa belle-mère comme si elle était sa propre mère et respecter son beau-père comme s'il s'agissait de son propre père. Pourtant, un homme marié ne va pas appeler ses beaux-parents par *nan* (mère) ou *bab* (père). Il dépend encore de la réalisation verticale de la parenté comme manière de se fixer à la maison de mariage : ses enfants appelleront la mère de son épouse *muu* (grand-mère, mer) et le père de son épouse *dada* (grand-père, soleil). Finalement, un homme marié qui a désormais des enfants, co-résident à l'égard de ses affins *consanguinisés*, peut lui aussi appeler ses beaux-parents de cette manière (*muu, dada*), en un sens terminologique plus large, qui marque le respect et la reconnaissance.

Hirschfeld & Howe (1981 : 320), dans leur analyse du mythe d'Olonadili, soutiennent que



Photo 3 : Ana Maria m'offre une tasse de cocoa

“restriction on women’s mobility, in fact, constitutes an essential element in their subordination among the Kuna”. Les auteurs estiment en effet que les règles sociales applicables aux femmes (rester à la maison) sont à la base de leur subordination ; tandis que celles applicables aux hommes (quitter la maison) sont à l’origine de leur prestige. Ce point de vue est courant dans la production ethnologique d’après-guerre jusqu’aux dernières décennies du XX^e siècle. Ce contexte intellectuel est notamment celui de l’épanouissement et l’émergence de la deuxième vague de la pensée féministe, qui a expliqué la “subordination universelle des femmes” par le biais de l’équation < homme : culture : femme : nature > (Ortner 1974). Joanna Overing (1986) a mis en avant cette procédure méthodologique pour l’analyse de genre, une espèce de « situation sans issue » (*catch 22*) ou cercle vicieux qui découle des notions euro-américaines de « pouvoir et d’autorité » comme correspondantes à la sphère politique et à l’espace public. Pour les auteurs de la domination masculine, “*culture and social rules constrain women, but not men*” (Overing 1986 : 140).

Mon choix de considérer l’espace domestique en tant que point de vue privilégié, structure matérielle vers laquelle convergent les échanges communicatifs, a l’avantage d’offrir de nouvelles interprétations sur la vie à Gunayala. Cette approche permet de revoir la relation des hommes avec l’extérieur productif, généralement décrite dans les termes d’un privilège (à partir du critère de « mobilité »), et de la comprendre à partir d’une philosophie Guna de l’éthique, dans le sens d’un impératif moral ou contrainte sociale qui correspond à l’idéal du bon pêcheur : partir pêcher, partir se marier.

Remerciements

J’ai mené 20 mois de travail de terrain au Panama en ayant pu compter sur les ressources (financières et documentaires) de la Smithsonian Institution. Je suis reconnaissant envers Fernando Santos-Granero pour son soutien essentiel. Une bourse de la Fondation Fyssen m’a ensuite permis d’organiser mes données relatives aux berceuses Guna, dans le cadre d’une recherche post-doctorale au sein du Laboratoire d’Anthropologie Sociale (LAS) du Collège de France. Je tiens à remercier Carlo Severi, Julie Rubin, Tiziana Manicone, Sophie Assal, Cyril

Menta, Gaspard Mouret, Jean-Baptiste Eczet, Juliana Caruso, David Jabin, Veronica Calvo ainsi que mes collègues du LAS pour leur attention et l’intérêt porté à mes travaux. J’ai eu l’opportunité de présenter une version préliminaire du présent article dans le cadre du Séminaire d’Anthropologie Américaniste (SAA). Que les organisateurs en soient ici remerciés, Anath Ariel de Vidas, Bonnie Chaumeil et Isabelle Dailant, pour l’opportunité de discuter mon travail. Mes remerciements vont également à Els Lagrou, Jean-Pierre Chaumeil, Joanna Overing, Luisa Elvira Belaunde et Luiz Costa pour leurs soutiens et encouragements tout au long de mes recherches. Je remercie particulièrement mon directeur de thèse, soutenue à l’Université Fédérale de Rio de Janeiro (UFRJ), Marco Antonio Gonçalves, avec qui les discussions se sont avérées décisives pour l’analyse développée dans cet article. Enfin, je souhaiterais vivement remercier David Rodgers qui a effectué la traduction de ce texte en anglais.

Bibliographie

- Chapin, M. *Pab igala: Historias de la tradición kuna*. Quito: Ediciones Abya Yala, 1989.
- Fortis, P. *Carving wood and creating shamans. An ethnographic account of visual capacity among the Kuna of Panama*. Doctoral dissertation, University of St. Andrews, 2008.
- Gonçalves, M. A. *O Mundo Inacabado. Ação e Criação em uma Cosmologia Amazônica. Etnografia Pirahã*. Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 2001.
- “Do cromático ao diatônico: as mitológicas e o pensamento ameríndio”. *Revista Brasileira de Ciências Sociais*, v. 22 n. 65 pp. 173-181, 2007.
- *Traduzir o Outro: etnografia e semelhança*. Rio de Janeiro : 7 Letras, 2010.
- Guerra, M. D. & Sánchez, L. *Los indios Kuna: mitología, mujer y territorio*. Medellín: Instituto Misionero de Antropología / Ethnia (85), 2000.
- Hirschfeld, L. & Howe, J. “The Star Girls’ Descent: A Myth about Men, Women, Matrilocality, and Singing”. *Journal of American Folklore*, v. 94 n. 373 pp. 292-322, 1981.
- Holloman, R. *Developmental Change in San Blas*. Doctoral dissertation, Northwestern University, 1969.

- “Cuna Household Types and the Domestic Cycle”. M. Helms & F. Loveland (eds). *Frontier Adaptations in Lower Central America*. Philadelphia: Institute for the Study of Human Issues, 1976.

- Howe, J. “Marriage and Domestic Organization among the San Blas Kuna”. W. Darcy & M. Correa (eds). *The Botany and Natural History of Panama*. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 1985.

- Howe, J. & Sherzer, J. & Chapin, M. *Cantos y Oraciones del Congreso Cuna*. Panamá: Editorial Universitaria, 1980.

- Lévi-Strauss, C. “A organização social Kwakiutl”. *A via das máscaras*. Lisboa: Martins Fontes, 1979.

- *Paroles données*. Paris : Plon, 1984.

- « Postface », L’Homme [En ligne], 154-155 / avril-septembre 2000, mis en ligne le 4 mai 2007, consulté le 2 mai 2017. URL : <http://lhomme.revues.org/57>; DOI : 10.4000/lhomme.57

- *A origem dos modos à mesa. Mitológicas 3*. São Paulo: Cosac Naify, 2006.

- Margiotti, M. *Kinship and the saturation of life among the Kuna of Panamá*. Doctoral dissertation, University of St. Andrews, 2010.

- Madi Dias, D. *Gênero disperso: estética e modulação da masculinidade Guna (Panamá)*. Tese de doutorado, PPGSA-IFCS/UFRJ, 2015.

- Nordenskiöld, E. *An Historical and Ethnological Survey of the Cuna Indians*. Göteborg: Etnografiska Museum, 1938.

- Ortner, S. “Is female to male as nature is to culture?”. M. Rosaldo & L. Lamphere (eds). *Women, Culture, and Society*. Stanford: University of California Press, 1974.

- Overing, J. “Men control women? The ‘Catch 22’ in Gender Analysis”. *International Journal of Moral and Social Studies*, v. 1 n. 2 pp. 135-156, 1986.

- Strathern, M. “Porcos e celulares: uma conversa com Marilyn Strathern sobre antropologia e arte”. *Revista PROA de Antropologia e Arte*, v. 1 n. 2 [online], 2010.

- Viveiros de Castro, E. “Images of nature and society in Amazonian ethnology”. *Annual Review of Anthropology*, v. 25 n. 1 pp. 179-200, 1996a.

In this article I explore the consequences of the Guna ethic of conviviality in relation to manhood, taking the thought of men towards their wives as a condition for fixation and permanent residence in the house of affines. The question of exchange is analysed from the mythological and ritual bases of uxori-locality.

From a formal viewpoint, we know that it makes no difference whether it is men who exchange women or vice-versa – which is precisely the argument with which Lévi-Strauss (2007) responded to the feminist critique of the “circulation of women”. Nonetheless, in the context of the interactions involved in coresidence, I was able to observe that the imperative of exchange is experienced by the Guna through expectations and intentions that underlie an economy of affects. The separation of a son, whose productive potential will be transferred to another residential unit, reveals a particular matrimonial ethos: that is to say, the affective manner through which the alliance is experienced. I wish to suggest that alliance and post-marriage residence among the Guna can be analysed as a drama, elaborated notably in the origin myth of female songs and performed in the ritual of the abduction of the groom.

The capture of the daughters of the stars : origin of the Nadili songs¹¹

There was a time when men were in the majority, there were almost no women. In the Darién forest there lived a couple with their four sons. Every day the father made them *manisuar*¹² so that they would become strong and keen to work. Time passed and the boys grew: they worked in the fields and had a large banana plantation; they became skilled hunters of wild pigs. They brought back food for the house in abundance and all the single women wanted to marry them. But the brothers did not marry. Secretly their mother prepared therapeutic baths to keep them

¹¹ Version told by Pablo Nuñez Perez (July 2011).

¹² A medicinal drink prepared by the infusion of reddish woods. Paolo Fortis (2008:79) evokes its aphrodisiacal effect: “When a young man takes his purpa strengthening medicine, people often comment laughing that for a while he will not leave his wife to sleep. Such comments point to the fact that a strong purpa makes a person more willing to make love and more fertile”.

uninterested in women. As the treatment administered by the mother continued, a complete aversion to women developed. The young men started to find their own mother repulsive. The mother's unbearable smell had a suffocating effect and the brothers were no longer able to eat what she prepared for them. They thought a lot and decided to go away. They travelled for four days through the forest and built a house on the shores of a distant river. For the first few months, they worked hard to settle there. They cultivated lots of yams and obtained large quantities of game meat, so much so that the hides removed from the animals ended up blocking the river. One day, on returning with a load of bananas, they perceived that the house was perfectly tidy. They saw their clothes had been washed. They saw *madun* and their food already cooked. A bit of game meat was missing. The brothers sensed the repugnant smell of their mother and concluded that she had been there. They thought a lot and decided to leave again: they walked for another two days and built a new house even further away, on the headwaters of the river. The mother once again lamented the loss of her sons. In their new house, the brothers believed that they had thrown their mother off their tracks for good. Until one day, arriving from a hunting expedition, they once again found the house tidied. This time a pleasant fragrance perfumed the air. They saw their clothes washed. They saw *madun* and cooked food. There were cotton seeds scattered on the ground. The young men discussed the matter and decided that one of them would stay at home to see what was going on. The next morning, the older brothers left to work while the youngest brother hid in the canopy of a large tree close to the house. After some time spying, he heard a noise coming from above. He looked up to the sky and his vision was blinded by the intense shine of gold. A golden disc approached and landed in front of the house. Four beautiful sisters emerged from the flying saucer. They entered the house and started working: they prepared *madun*, cooked the meat, fetched water from the river, washed the clothes and swept the house. In the late afternoon, each chose the hammock corresponding to their future husband. They wanted to marry. They rested while they separated cotton seeds until the golden disc returned to fetch them. Returning home, the three brothers were curious to

find out what had happened. After hearing the report of the youngest, they did not believe him! The young men deliberated and decided that the youngest brother would stay at home to confirm the story. The next day, while he observed from afar, the young women returned and repeated the sequence of domestic activities. The younger brother had been telling the truth! All of them stayed at home the next morning in order to capture the daughters of the stars. They spent the day in hiding, observing the sisters as they worked. The moment the women lied down to rest, the young men rapidly entered the house, each capturing the woman lying in his hammock. But the young women were very strong and three of them managed to escape. Maninadili, Igwanadili and Inanadili quickly entered the golden disc, which was already waiting on the clearing outside the house. The youngest man was still fighting with Olonadili when the flying saucer left, having managed to capture her. In the first days after the capture, the youngest brother stayed at home to prevent Olonadili from fleeing. But soon she became used to his smell and no longer tried to escape. Olonadili told them that the four sisters intended to marry the young men. They had fled because they had been startled. The brothers discussed the matter and decided that Olonadili would marry the oldest brother, but she dissented. She chose to marry the youngest brother. The young men returned to their natal village with Olonadili, who became pregnant and gave birth to a girl. Every day she sang to calm her daughter:

When you are big,
 You will help your mother fetch water from the river
 Now you only think about crying
 Why are you crying?
 I'm here rocking your hammock
 I'm singing and playing the gourd rattle
 Your father is far away, thinking about you
 Your father is working for you.

Olonadili's female neighbours heard her songs and began to sing to their own children too. After some months, Olonadili's daughter became very sick and died. She went to live with her aunts, the daughters of the stars. Olonadili sang and cried at the same time:

You went away and I stayed thinking
 I stayed thinking a lot in my heart

When the rain was strong, you father went out working
 Your father sowed maize and cacao for you
 Now you don't think about your family
 Every night, before sleeping, I'm going to think of your name.

The women who heard Olonadili shared her sorrow... they began to sing her lament too. Olonadili taught the women to sing.

The kidnapping of the groom

Marriage among the Guna in the past was negotiated by the families and the couple would be unaware of the intended alliance between their parents until the moment came when the groom was abducted. Today marriage arises from a spontaneous relation between those who wish to marry. However, the ceremony has retained its ritual form in the sense of producing and communicating an unexpected change in the circumstances of kinship and residence. Even today, the groom's surprise and reluctance forms part of the ritual performance through innumerable attempts to escape, accompanied by a euphoric audience. The marriage festival is called *gagalegged* (pull, drag). It is preceded by two stages: the search for a husband (*sui amie*) and the request for him to marry (*sui egised*).

The wedding ceremony begins when a group of men surprise the groom, usually at night or sometimes when he is drinking *inna* (strong chicha). The marriage is not announced in advance and elicit a huge surprise among the villagers (*comuneros*). The young man is grabbed and then carried by his arms and legs to the house of his future wife, where he will live among his affines. The groom feigns resistance.

He is dragged by his closest friends who are already married. They have previously chosen the path to be taken to the marriage house. A small retinue accompanies them through the streets of the village. The Guna told me that it is very important to shout *gagalegged*, *gagalegged* (dragging, dragging), "so that everyone knows, so that everyone comes to see".

Arriving at the young woman's house, the groom is then put in the hammock of his future wife, who is waiting for him sat on a stool in a corner of the house. She wears her best clothes and her face is covered with a *musue* – a veil that forms part of traditional female attire.

Some of the men who had brought the groom then go over to the young woman. At least one of them stays next to the young man in case he tries to flee. He is still in his role, enacting his resistance, which provokes laughter from the people gathered inside the house or around it, who come to spy on the scene through the chinks in the *caña blanca* walls. The young woman is then carried too and placed in the hammock in which her future husband is already lying. The bride's mother or an aunt brings a small length of burning ember and puts it under the hammock "so the couple won't have blind children". The groom's friends shake the hammock roughly while shouting:

arbae! Work !
sabburbali! Go to the fields !
ua soe! Fish !
negsobed! Build houses !
inmar nudaggio! Do repairs !

The young newlyweds stand up and go to the entrance of the house: they receive a bath to "refresh the body". Sexual intercourse is still not permitted. Everyone leaving the house and going into the garden will be soaked, including the friends who brought the groom. The latter wring their t-shirts as they wait for the food to be served to them. The *sagla-dummagan*, community heads, have already learnt about the marriage. They come to visit the house of the young bride and also receive food. The *sagla-dummagan* then offer the couple advice¹³.

- Now you are going to live together. You are going to help one another. It is very important that you are always happy!
- To see your husband happy, you cannot be lazy! You must work for him: offer *madun* very early, "when you can already see but cannot yet feel the warmth of the sun" (*waggudar*); serve a good meal when he arrives from working in the fields, tired and hungry; wash his clothes and fetch water for you to bathe; keep the house clean where your children will live.
- To see your wife happy, you cannot be lazy! You must work for her: fetch coconuts and

¹³ Matrimonial advice that I witnessed in May 2014, translated simultaneously into Spanish by Pablo Nuñez Perez.

plantains to make *dulemasi*; bring lots of fish for her to share in your name; repair the house roof when there has been a storm ; grow food for your children and think of them so that they are never hungry.

The ritual of the groom's abduction comes to an end after this advice session and the distribution of food. The husband returns to his birth house. For four days after the *gagalegged* ceremony, the father of the wife must go to find his son-in-law and lead him back to the marriage house. The young man lies down and rests in the hammock with his wife. During these days, the husband may hide again and thus not consummate the marriage. Each day the couple spends a little more time together in the hammock. On the fourth day, finally, they spend the night together. The next morning the young man leaves for the fields with his father-in-law. This will be the first work that he must carry out for his wife: he must bring firewood for the kitchen. When he returns from the fields, the young man is greeted by his wife with a beaker of *madun*. He then gives her his dirty clothes for her to wash. From this moment, they will live together (*ebogwa*).

The mother and the wife

Marriage among the Guna places the groom's mother as the subject par excellence of matrimonial exchange. The version of the myth presented by Guerra & Sanchez (2000:42) recounts that the father of the young men had accepted a marriage proposition for his sons, but their mother had rejected it:

I haven't nurtured my sons for them to be slaves. I sacrificed myself for them and I have to be the first to be cared for and nurtured by them. I won't let my sons load plantains, pumpkins or taro for others, only for me.

According to the version by Valdez (in Chapin 1989:111), while the boys were growing up, the mother began to fear the day that they would leave home, since men when they marry move to the houses of their wives. She thought: I have raised my sons so that they are a help to me, not other people. I want them to stay at home with me always.

The selfish behaviour of the mother who refuses the alliance sheds light on a sequence of actions that subvert the ideals of gender, kinship and residence:

1. Maternal renunciation of participation in the dynamic of matrimonial exchange (original subversive action)
2. Male evasion without establishing an alliance
3. Counterproductive overproduction: the hides stripped from the animals end up blocking the river
4. Outside the context of co-residence, inappropriate appropriation of a bit of game meat by the mother
5. Capture of a woman in the hammock of her future husband
6. Virilocal post-marital residence.

Through a sequence of subversive actions, the myth:

[A] 1, 2 - poses problems that stem from the lack of relations of affinity, reinforcing the imperative nature of alliance among the Guna ;
 [B] 3, 4 - thematises male work through the absence of wives and the improper presence of the mother outside of a co-resident context, calling attention to the female regulation of production ;
 [C] 5, 6 - presents marriage and post-marital residence through an inversion of gender ideals, offering a commentary on the aesthetics of post-marital residence.

Finally with the death of Olonadili's daughter, the myth attempts to correct the residence situation: the child departs to live with her aunts, the daughters of the stars, and leaves her mother with her heart filled with thoughts. The myth of Olonadili shows, therefore, that the production of sociality has a price for a man's consanguine relations, based on his inscription in an interactional group that mobilizes the repeated communication between two classes of women.

[A] the imperative character of alliance among the Guna

In day-to-day life, the interaction between female in-laws takes the form of systematic prestations based on the offer of food. Walking along the streets of Gunayala, an attentive observer can perceive the brisk circulation of plates of food. These are transported by young women and offered to the man's natal house.

The men in Mammidub told me that a good wife is one who also thinks about their mother by sending her generous quantities of food. This fact enables us to reconsider Nordenskiöld's observation that "his relatives receive no compensation from his wife's family, but instead, they lose one unit of working power". The fact that a woman

may not think about her mother-in-law is often a motive for conjugal tensions and can provoke complaints and even tearful crying from men when they are drunk. The mother of a married man, however, almost always grumbles when she does receive these gifts. She will accuse her daughter-in-law of being stingy and refuse to eat what she offers her. Women tend to use the food coming from their son's marital home to make *oros sopa*, a meal considered a meagre variation of *dulemasi*¹⁴.

The interaction between affinal women ideally relates to the positions of W¹⁵ and M, but is often depersonalized at the level of the system of attitudes. A woman may offer food to the natal home of her co-resident ZH or DH. In the natal house, HZ and HMZ often likewise receive and evaluate the gift coming from the marriage house. A married man may thus be considered an axis of relations between two houses or two classes of women.

The offer of food demonstrates the interaction between the houses of birth and marriage, which take on the position of *moral persons* (Lévi-Strauss 1979, 1984) through the desubjectification of male resources. This procedure corresponds to the technique of cooking. During the stage of choosing the husband (*sui amie*), it is important that he has been prepared by his family of origin. In Mammidub, people often say that a young man who does not know how to work is "a little bit raw" (*maggi maggi*). A young man who marries cannot be raw. Similarly, the gifts made to the house of birth are never presented in the form of raw food, but count on the emotional investment (on the thought, the Guna would say) of the women who live in the marriage house.

Married women, who have been evaluated by the groom's mother depending on their generosity or avarice, think constantly of their mother-in-law. They reply, therefore, to the original gift within a flux of prestations that place the emphasis on altruistic behaviour (thinking of the other).

¹⁴ On this theme, see Margiotti (2010:71-80). *Oros Sopa*: a coconut soup accompanied by rice in which a small amount of animal protein may be added. *Dulemasi*: a coconut soup with banana or yam, accompanied by an individual portion of fish, crab or game meat.

¹⁵ W - wife; M - mother; ZH - sister's husband; DH - daughter's husband; HZ - husband's sister; HMZ - husband's mother's sister.

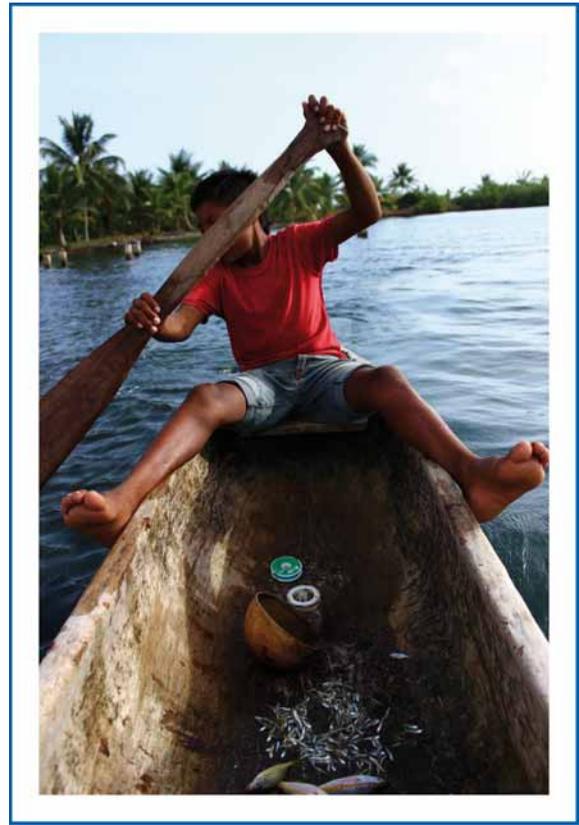


Photo 1 : Iban fishing in the surroundings of the village of Mammidub

The old woman, for her part, complains and refuses to eat: she produces her own lack of food, perhaps as a way of communicating her dissatisfaction over the disproportionate loss of her son.

[B] the female regulation of production

The story that tells the origin of the Nadili songs runs counter to a certain division of labour by gender structured between the production of culture and the reproduction of nature. Olonadili emerges as a full-blown cultural heroine: she taught lullabies and funeral songs, poetic technologies crucial to the process of making or unmaking persons, contexts of enunciation in which the productive exterior appears subordinate to the reproduction of kinship.

The problem of productive regulation initially appears in the episode in which the young men, isolated in a male group, become extremely productive. This passage demonstrates a problematic overproduction since the hide removed from the game animals eventually obstructs the river.

The absence of wives provokes a disequilibrium in the ecology of gender relations and consequently a disruptive excess of the *socius*. Next, when the mother steals a piece of game meat, we come face-to-face with the problems of regulation, this time in relation to the relative right to the production of a man. Hirschfeld and Howe (1981:306) suggest here a subversion of the reality operated by the myth: “normally, women control by right the distribution of food, but here the mother acts like a thief, taking what belongs to the boys.”

In the passage of the mother who steals a piece of game, it is important to observe that she is linked to the young men by virtue of a discontinuous co-residence. Even in everyday life, the fact is that the appropriation of the products of a man’s work by his house of birth is grounds for accusations of theft and may lead to divorce (Margiotti 2010:86)¹⁶.

Episodes 3 and 4 of the myth present a regime of difference organised into two classes of women: consanguine women and affinal women related

by a male Ego. This observation seems important to me since it allows us to foreground new possibilities for comprehending the productive economy in the context of uxorilocal residence¹⁷.

The distinction between consanguine women and affinal women also enables us to consider alliance among the Guna as an expropriation and an appropriation of male labour. The relative right to a man’s production, however, is equivalent to an economy of thoughts or affects, insofar as the Guna conceive each productive activity as

“The distinction between consanguine women and affinal women also enables us to consider alliance among the Guna as an expropriation and an appropriation of male labour.”

the affirmation of altruistic behaviour or the manifestation of thinking about another. The Guna data do not permit a distinction between ‘economic interest’ and the ‘emotive dimension’ connected to it¹⁸.

When a man returns to the village after a day’s work, he is able to demonstrate that he has not ceased thinking about his wife while she was away from him. The arrival of a fisherman is an occasion when public affection is demonstrated, seriously invested with expectation and anxiety. A man is filled with joy when he arrives at the beach and his wife is waiting for him. She takes the chance to comment on the sea conditions, perhaps with some concern. When the fisherman has brought a lot of fish, the couple revel in the fact that the haul of fish will be shared out in his name (*e nuggined*). The arrival of a fisherman is experienced by men and women as a moment of

extreme conjugal solidarity, a situation where the couple perceive themselves as a productive unit in the context of the extended family.

[C] the aesthetic of post-marital residence

To the extent that it tells us about a regime of difference founded on residence, the myth establishes the parameters of “the appreciation of an appropriate form” (Strathern 2010:3). The Guna consider it ‘ugly’ when a man breaks with conjugal solidarity and offers the produce of his work directly to his house of birth where his sisters and mother live (Margiotti 2010:86).

Margherita Margiotti (2010: 165-169) notes that marriage produces a reconfiguration of the memory of kinship: a man who lives with his affines ceases to call his sisters by their first name and calls them henceforth ‘wife of so-and-so’. Hence ‘forgetting sisters’ (see Margiotti 2010) and ‘thinking of one’s wife’ are imperatives that accompany the insertion of a young man in a relatively hostile residential context, in which the bonds of consanguine solidarity must be undone

¹⁶ This point was approached in matrimonial advice session offered to a young married man: “We bring things to the house, and there are already no longer ours. They belong to our wives. You give them to your wife when you return. She will decide what to do with them” (Salcedo, cited in Howe, Chapin & Sherzer 1980:66).

¹⁷ A large proportion of the interpretations of marriage and residence among the Guna focus on the relation between male affines and foreground the institution of ‘bride-service’. These works can be assimilated to the analytic style defined by Viveiros de Castro (1996) as a “political economy of control” (e.g. Nordenskiöld 1938; Holloman 1969, 1976; Howe 1985).

¹⁸ As seems to have been the case in the analysis of Hirschfeld & Howe (1981:319, note 35).

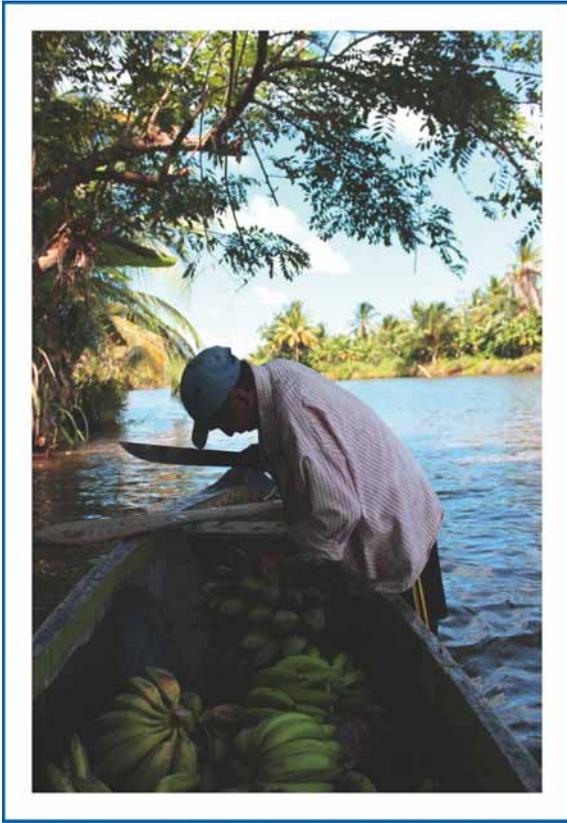


Photo 2 : Pablo brings food home

and replaced. The relocation of a man to another residence unit takes place gradually and his incorporation into the marital house remains precarious until the couple has children. Until then, the husband will still eat some meals in his house of birth where he can return in the case of serious illness (Margiotti 2010:55).

A recently married husband finds himself in a specific feeding dynamic. This allows us to illustrate the Lévi-Straussian (and Amerindian) reflection on the situation of the Moon in Myth 361 of the *Mythologiques* (Lévi-Strauss 2006 vol. 3:38; Gonçalves 2007). Moon has two wives, the first feeds him well, the other does not. They detest each other and have to live in two separate places. According to Lévi-Strauss, the duplication of similar but non-equivalent figures provokes the emergence of chromaticism as a way of operating mediations through infinitesimal differences (Gonçalves 2001, 2010).

The aesthetic of post-marital residence refers, therefore, to the ideal of substitution of

consanguine relations. During the numerous matrimonial advice sessions, the *sagla* of a community explains to the young newlywed man that he must respect his mother-in-law as though she were his own mother and respect his father-in-law as though he were his own father. However, a married man will not call his parents-in-law *nan* (mother) or *bab* (father). It also depends on the vertical realisation of kinship as a means of becoming fixed in the marital house: his children will call the mother of his wife *muu* (grandmother, sea) and the father of his wife *dada* (grandfather, sun). Finally, a married man who now has children, co-resident with regard to his consanguinized affines, can himself call his parents-in-law in this way too (*muu*, *dada*), in a wider terminological sense, which marks respect and recognition.

Leaving to fish, leaving to marry

Hirschfeld & Howe (1981:320), in their analysis of the Olonadili myth, argue that the “restriction on women’s mobility, in fact, constitutes an essential element in their subordination among the Kuna”. The authors consider in effect that the social rules applicable to women (remaining in the house) are at the base of their subordination, while those applicable to men (leaving the house) are at the origin of their prestige. This point of view is commonplace in the post-war ethnological literature until the final decades of the twentieth century. This intellectual context is notably that of the emergence and flourishing of the second wave of feminist thought, which explained the “universal subordination of women” through the equation < man: culture: female: nature > (Ortner 1974). Joanna Overing (1986) spotlighted this methodological procedure for gender analysis, a kind of Catch 22 situation or vicious circle that arises from Euro-American notions of ‘power’ and ‘authority’ as corresponding to the political sphere and the public space. For the authors of male domination, “culture and social rules constrain women, but not men” (Overing 1986:140).

My choice of considering domestic space as a privileged viewpoint, a material structure towards which communicative exchanges converge, has the advantage of offering new interpretations of life in Gunayala. This approach allows us to revisit the relationship between men and the productive exterior, generally described



Photo 3 : Ana Maria offers me a cup of *cocoa*

in terms of a privilege (via the criterion of ‘mobility’), and to comprehend it through a Guna philosophy of ethics, in the sense of a moral imperative or social constraint that corresponds to the ideal of a good fisherman: leaving to fish, leaving to marry.

Acknowledgments

I undertook 20 months of fieldwork in Panama assisted by the financial and archival resources of the Smithsonian Institution. I am grateful to Fernando Santos-Granero for his indispensable support. A grant from the Fyssen Foundation allowed me to organize my data on Guna lullabies, as part of a postdoctoral research period at the Laboratoire d’Anthropologie Sociale (LAS) of the Collège de France. I wish to thank Carlo Severi, Julie Rubin, Tiziana Manicone, Sophie Assal, Cyril Menta, Gaspard

Mouret, Jean-Baptiste Eczet, Juliana Caruso, David Jabin and Veronica Calvo, as well as my colleagues from LAS, for the attention and interest shown in my work. I had the opportunity to present a preliminary version of the present article at the Séminaire d’Anthropologie Américaniste (SAA). The organisers – Anath Ariel de Vidas, Bonnie Chaumeil and Isabelle Daillant – are thanked here for providing me with the chance to discuss my work. My thanks equally to Els Lagrou, Jean- Pierre Chaumeil, Joanna Overing, Luisa Elvira Belaunde and Luiz Costa for their support and encouragement throughout my research. I thank in particular my thesis supervisor at the Federal University of Rio de Janeiro (UFRJ), Marco Antonio Gonçalves, the discussions with whom proved to be decisive to the analysis developed in this article. Lastly, I would like to deeply thank David Rodgers, who translated this article to English.

Donner pour posséder,

Circulation des personnes et des biens,
apprentissage de la parenté et reproduction
de la hiérarchie sociale lors des visites du Nouvel An mongol

Aude MICHELET

Chercheuse affiliée au Laboratoire d'Anthropologie Sociale (LAS, Paris)

Résumé

Les célébrations du Nouvel An en Mongolie consistent en une orchestration ritualisée de visites immédiatement réciproquées lors desquelles les hôtes se doivent d'offrir mets et présents aux visiteurs. La plupart des cadeaux reçus sont cependant remis en circulation immédiatement. En conséquence, lorsque se terminent les festivités, toutes les obligations potentiellement engendrées par les dons effectués semblent déjà soldées. Cet article interroge le sens de la circulation extraordinaire des biens et personnes à l'occasion des visites du Nouvel An en mettant en lumière la participation des enfants à ces célébrations. Je démontre comment la remise en circulation des cadeaux qui leur ont été offerts introduit les enfants à un paradoxe propre au contexte mongol : l'acte de donner permet d'affirmer sa propriété sur un objet, précisément en y renonçant. La leçon, ainsi mise en exergue, est que ce qui compte et ce qui reste, n'est pas la chose donnée mais l'acte même de donner et d'avoir donné. Je conclus en analysant comment la ritualisation des échanges du Nouvel An est au cœur de la reproduction de la hiérarchie sociale mongole.

Mots-clés

Nouvel An, don, enfants, apprentissage, parenté, Mongolie

Owning by giving Gift-giving,

Learning kinship and the reproduction
of social hierarchy during Mongolian New Year celebrations

Abstract

New Year celebrations consist in a ritualised orchestration of reciprocate ceremonial visits upon which hosts owe to treat their guests with food, beverages and presents. Given that visits should be paid back and that most presents received are reoffered, all obligations entailed in gift-giving seem to have been cancelled out by the end of the ceremonies. New Year celebrations thus virtually appear to be a stupendous circulation of people and goods to no avail. In this article, I examine children's participation to New Year visits in an attempt to shed light on the meaning of the circulation of goods and persons during these festivities. I demonstrate how having to give back gifts that they just received initiate children to a paradox specific to the Mongolian gift economy: only the act of giving allows to assert one's ownership over an object, precisely by relinquishing it. Participating in the circulation of gifts, children also learn that what matters and will remain are not the gifts, but the very act of giving. I conclude by analysing how New Year celebrations contribute to the re-production of Mongolian social hierarchy.

Keywords

New Year, gift-giving, children, learning, kinship, Mongolia

Introduction

Le Nouvel An mongol (*Tsagaan Tsar*) marque le début d'un nouveau cycle astrologique selon le calendrier lunaire. Il opère une rupture temporelle, d'une part en ajoutant une année supplémentaire à tout un chacun, et d'autre part en orchestrant l'échange de visites cérémonielles. Les préparations du Nouvel An commencent plusieurs semaines avant l'évènement, avec la préparation collective de centaines de raviolis de viande (*buuz*), l'achat de cadeaux, de sucreries et d'alcool. Les derniers jours de l'année sont dédiés au nettoyage intégral de la yourte, des mâts de la toiture aux tapis. Tout le monde s'applique également à ce que l'année qui commence soit de bonne augure en s'acquittant des dettes et contentieux passés. Les célébrations qui débutent au matin du premier jour du Nouvel An s'étendent sur les semaines qui suivent. Elles consistent à recevoir et à rendre des visites à ses parents par ordre de séniorité. Chaque visite suit un format convenu : une élaboration de visites quotidiennes à laquelle s'ajoute le devoir d'offrir des cadeaux à tous les invités. Ce jour-là, les descendants, idéalement, rendent visite à leurs ascendants paternels puis maternels. Les jours suivants, les visites sont étendues et rendues.

Je célébrais l'avènement de l'année de la Souris en compagnie de mes hôtes Erdene, sa femme Tuyaa, leurs fils Otgono (6 ans) et Batuhan (3 ans) en les accompagnant dans leurs visites et en participant à l'accueil de leurs invités. Au cinquième jour de la nouvelle année, nous reçûmes la visite d'un des cousins d'Erdene, accompagné de son épouse et de leur fils âgé de deux ans. Batuhan était occupé à observer sa mère donner leurs cadeaux aux invités. Lorsque sa mère offrit un paquet de gâteaux, des bonbons et une paire de chaussettes à son cousin, Batuhan éclata en sanglots tout en demandant, en vain, que ses chaussettes lui soient rendues. Contrairement à Batuhan, son frère aîné ne s'étonnait plus de voir les cadeaux qu'il avait reçus, redistribués aux invités.

Basé sur une enquête de terrain dans le Gobi Moyen, cet article a pour objet d'élucider la logique qui sous-tend la circulation des biens et des personnes lors du Nouvel An mongol en examinant la participation des enfants à ces célébrations.

Donner leur poids aux relations

Au matin du premier jour de l'année de la Souris, revêtus de nos plus belles *deel* (pardessus mongol), nous nous rendîmes tous ensemble au foyer du grand-père d'Erdene. Celui-ci, âgé de plus de quatre-vingts ans, était une des personnes les plus âgées du village, et nombre de ses descendants directs et indirects s'étaient réunis chez lui pour leur première visite de l'année. Une fois les salutations échangées, mets et boissons consommés, la grand-mère d'Erdene nous offrit chacun un cadeau personnalisé ainsi que quelques sucreries et billets de banque, par la suite nous partîmes immédiatement en direction de la capitale régionale pour rendre visite aux parents d'Erdene. Une fois la visite rendue, le reste de la journée fut passé à rendre visite, selon le même protocole, aux oncles et cousins proches d'Erdene puis aux oncles de Tuyaa, essayant avec peu de succès de manger ou boire en moindre quantité au fil des visites. La nuit déjà bien avancée, repus à ne plus pouvoir supporter la pression de nos ceintures et les hommes dans un état d'ébriété avancée, nous reprîmes la piste en direction du village.

Le second jour de l'année est dit de mauvais augure et dans la mesure du possible, les déplacements sont évités. Nous restions donc au village. Erdene et les garçons rendraient visite aux foyers de ses oncles et cousins y résidant, pendant que Tuyaa resterait à la maison pour accueillir les visiteurs. Excité à l'idée de collecter des cadeaux, Otgono, contrairement à son habitude, se leva juste après sa mère. Après avoir bu rapidement son thé et s'être habillé en un temps record, il annonça qu'il partait rendre visite (*ail hese-*). Tuyaa le pria d'attendre son petit frère. Son père amusé par son engouement lui demanda à qui il rendrait visite. Il préféra cependant établir lui-même l'itinéraire d'Otgono, qui devrait d'abord rendre visite à ses oncles patrilatéraux et matrilatéraux les plus âgés puis cousins, en accommodant séniorité, lien généalogique et proximité spatiale des foyers à visiter. Otgono ajouta que cette année il se rendrait également dans des « foyers inconnus » (*tanihgüi ail*) de façon à obtenir un maximum de bonbons et d'argent.

Au village, les enfants se regroupent et rendent visite non seulement aux foyers de leurs parents mais à n'importe quel foyer dont ils

reçoivent de petits présents. Cette prérogative est spécifique aux enfants, les adultes ne rendent visite qu'à leurs parents et proches (*ah düü*). Cette distribution de cadeaux aux enfants n'est pas spécifique au jour de l'an mais a également lieu lors des cérémonies de mariage, d'enterrement, d'attachement des poulains, etc. car, il est de bon augure et source de mérite (*buyan*) de rendre les enfants heureux (Michelet 2015).

A peine avons nous fini de boire notre thé et remis la yourte en ordre que des flopees d'enfants commencèrent à se succéder, entrant tour à tour en petits groupes pour recevoir des cadeaux. Batuhan habillé, j'accompagnais les deux garçons dans leurs visites. Otgono et Batuhan avaient rejoint le groupe d'un cousin aîné qui avait pour projet de quadriller tous les foyers du village. Emboitant le pas aux plus grands, ils parvenaient à rassembler leur courage pour entrer dans les enclos privés dont les chiens, bien

qu'attachés, aboyaient de manière effrayante. Je ne les accompagnais pas dans ces visites du fait que mon statut de non-enfant aurait contraint l'hôtesse à offrir l'ensemble des prestations cérémonielles. J'eus néanmoins l'occasion d'observer le comportement des enfants en assistant Tuyaa lorsqu'elle accueillait de jeunes visiteurs. Les enfants entraient ensemble, le plus âgé en premier. Debout dans l'entrée, le plus souvent muets, ils attendaient que l'hôtesse les remarque et leur apporte des cadeaux. Tuyaa leur demandait parfois de qui ils étaient le fils ou la fille, ou il arrivait qu'Erdene les taquine les accusant, par exemple, d'être déjà venus prendre leurs cadeaux. Le plus souvent, ils recevaient ceux-ci silencieusement, présentant leurs deux mains paumes vers le haut, puis plaçant immédiatement les objets reçus dans leur sac ou poche de poitrine constituée par la partie haute de leur veste cérémonielle, avant de sortir sans plus



Figure 1 : Photo cérémonielle du jour de l'an. Au centre, le patriarche.

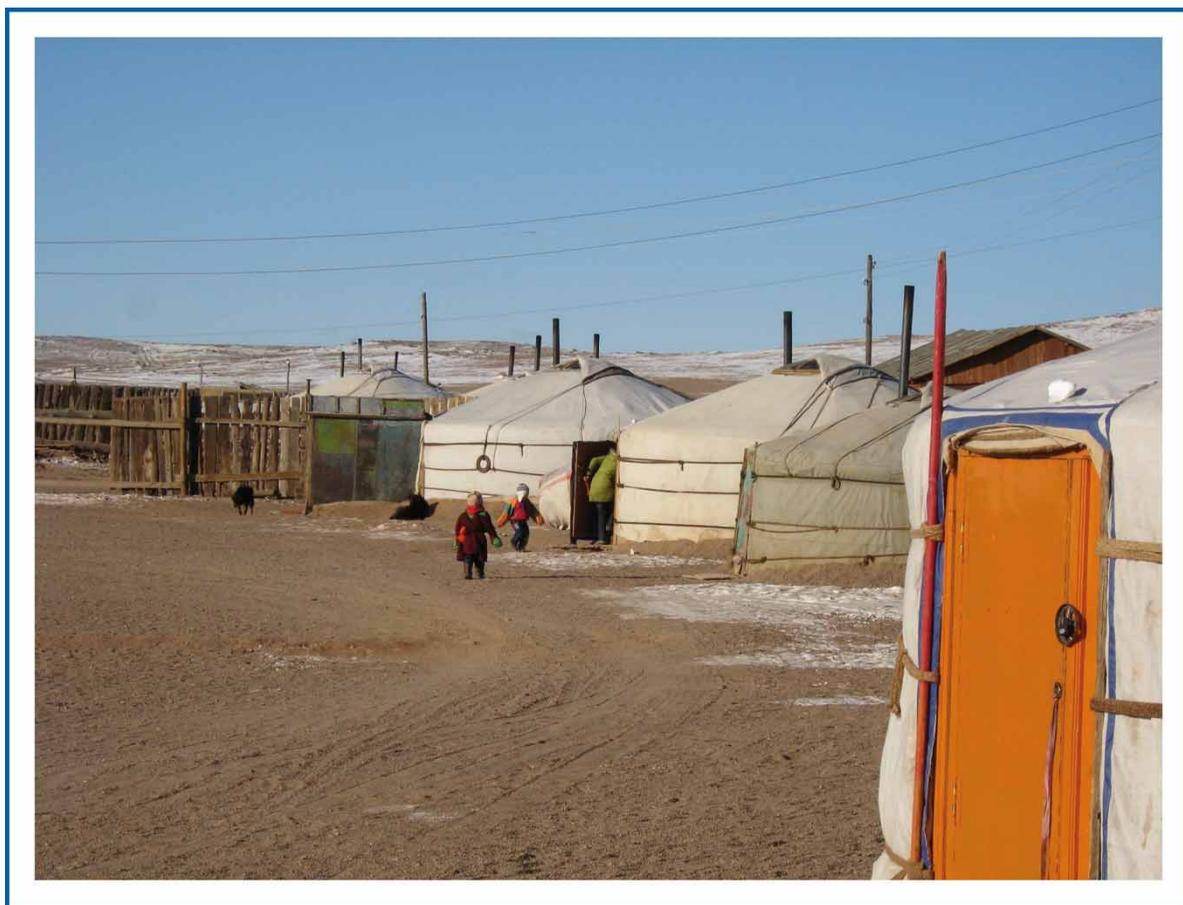


Figure 2 : Enfants rendant visite aux foyers voisins

attendre. Une fois à l'extérieur, les enfants ressortaient les cadeaux obtenus, pour compter leur argent, consommer ou échanger quelques bonbons, et occasionnellement se moquer d'une hôtesse jugée radine, tout en prenant le chemin du foyer suivant.

Lorsque les enfants rendaient visite à des parents, le scénario était tout autre. A leur arrivée, les hôtes invitaient les garçons souvent un peu timides à venir les saluer, parfois la maîtresse de maison les conviait même à s'asseoir pendant qu'elle cherchait leurs cadeaux, ce qui lui demandait plus de temps que pour des enfants inconnus. Ma présence jouait en faveur d'une cérémonialisation plus prononcée de la visite et souvent, nous nous voyions également offrir thé, jus et mets. La conversation s'engageait généralement sur le sujet de nos visites : à qui avions-nous rendu visite ? Qu'avaient reçu les garçons ? Avaient-ils vu tel ou tel enfant passer ? Qui irions-

nous voir après ? Aussitôt que les garçons avaient reçu leurs présents, ils me signalaient leur impatience à partir. Souvent l'hôtesse les incitait à continuer leurs visites vers tel ou tel parent éloigné qu'ils ne connaissaient pas, de façon à recevoir plus de cadeaux. Par exemple, une des cousines d'Erdene encouragea Otgono et Batuhan : « Allez voir Batah et Tombaiarah, leur yourte est juste au sud d'ici et ils sont vos parents (*ah düü*) ». Chaque fois que nous repassions par la maison, Tuyaa demandait aux garçons où ils étaient allés, ce qu'ils avaient reçu. Les garçons, fiers, sortaient leur butin de leur sac.

Chaque famille évalue avec précaution la valeur de ce qui est donné à chacun des membres de la famille, si bien qu'offrir des présents appropriés aux visiteurs est un enjeu de taille. Une fois les prestations de boissons et de nourritures offertes à ses invités, il était de la responsabilité de Tuyaa de choisir des cadeaux



Figure 3 : Distribution de présents à de jeunes visiteurs effectuant la tournée du village

adéquats. Une fois, après avoir longtemps hésité sur la somme du billet à ajouter aux cadeaux de Jargal, une des nombreuses cousines d'Erdene mais fille d'un oncle dont Erdene était particulièrement proche, Tuyaa fit part de ses doutes à Erdene, de ne lui avoir peut-être pas donné un cadeau d'une valeur suffisante. Ce dernier confirma que plutôt qu'un billet de 1000MNT, elle aurait dû ajouter un billet de 5000MNT aux stylos et bonbons qu'elle avait donnés. Elle lui rappela que les stylos étaient des feutres fabriqués en Allemagne, qui à eux seuls coûtaient 2000MNT et qu'il était impossible de les trouver au village. Néanmoins, Tuyaa saisit l'opportunité de réparer son erreur lors de la visite du petit frère de Jargal, à qui il offrit 5000MNT à remettre à sa sœur en lui disant de s'excuser de sa part.

Cette interaction reflète l'opération compliquée de conversion de la valeur d'une relation en objets matériels offerts. Chaque choix de cadeaux

pour des personnes proches doit prendre en compte des facteurs objectifs : le degré de parenté, les cadeaux précédemment reçus, et subjectifs : la perception de l'aisance matérielle relative des protagonistes, le degré d'intimité ou désir de renforcer la relation. Néanmoins le fait que les cadeaux soient une mesure de la relation est tout à fait transparent au donneur et au receveur, la difficulté tient seulement à trouver l'équation juste. Le verbe respecter « *hüindle-* » signifie littéralement rendre quelque chose lourd. M'appuyant sur cette étymologie, je suggère que l'attention avec laquelle les personnes ou individus mesurent la valeur des présents reçus et offerts objective et actualise le « poids relatif de respect et de parenté » qui les lient.

Posséder en donnant

Les femmes ont à charge de choisir et donner les cadeaux. Les hommes néanmoins prennent

part aux achats, veillent à ce qu'on leur donne et plus généralement à ce qui est donné et reçu lors de leurs visites. Au cours de celles-ci, les discours sur la parenté sont omniprésents. On demande aux enfants qui passent en groupe et dont on ignore la filiation, en taquinant un enfant timide : « Es-tu notre parent ? ». Ou encore, après avoir établi une connexion généalogique indirecte et inconnue de l'enfant, on s'exclame avec joie et de manière à instruire l'enfant : « Tu es bien notre parent ! ».

En étant interrogés sur la provenance de chacun des cadeaux reçus, les enfants sont encouragés à prêter attention, mémoriser et comparer ce que chaque famille leur donne. Peut-être réalisent-ils que leur donner des présents est une des façons à travers laquelle les adultes médiatisent leur relation, en d'autres termes, que le cadeau reçu leur est offert en leur qualité de fils ou fille de leurs parents. Cette leçon d'affiliation familiale est renforcée par l'apprentissage par les enfants que la plupart des cadeaux reçus, sont très vite intégrés au régime de propriété partagée propre au foyer (Michelet 2017) et doivent être donnés à leur mère pour être ajoutés à l'ensemble des stocks de présents distribués aux visiteurs de la famille. Comme nous l'avons vu dans l'introduction, c'est ce que Batuhan apprit à ses dépens en assistant, impuissant, au cadeau fait à son cousin d'une paire de chaussettes qu'il venait de recevoir en cadeau.

Plus âgé, Otgono savait que s'il ne prenait pas l'initiative de donner à sa mère les présents qu'il avait reçus de manière à ce qu'il puisse conserver ceux qu'il affectionnait particulièrement, il devait accepter que ceux-ci soit remis en circulation sans son consentement. Dans ce cas, non seulement aurait-il perdu la jouissance de ses présents, mais également l'opportunité d'affirmer son statut de fils en prenant l'initiative de contribuer aux dépenses familiales. Comme pour le cas des friandises consommées quotidiennement, l'acte de donner était le seul moyen à travers lequel Otgono pouvait établir une relation de propriété sur les présents qu'il avait reçus, précisément en y renonçant volontairement.

En tant que tels, les présents reçus par Otgono étaient parfaitement aliénables. De fait, l'acte de les donner à sa mère permettait leur transformation immédiate de présents reçus à présents-à-être-offerts qui ne gardaient aucune trace de leur

possession temporaire par Otgono. Par contraste, ce qui demeurerait inaliénable était l'acte d'Otgono d'avoir donné ; acte qui confirmait son statut de fils au sein de sa famille. En remettant ses cadeaux à sa mère, Otgono n'établissait pas le droit de recevoir, mais faisait acte de sa compréhension et de ses obligations en tant que fils et membre de sa famille.

La pratique d'offrir des présents qui viennent d'être reçus, est générale. Une variété de « cadeaux génériques », par exemple les chaussettes, sous-vêtements, bonbons, cigarettes, etc.) sont achetés en quantité relativement importante et quelques « cadeaux non génériques », par exemple des services à thé, vêtements, albums-photo, sacs à main, etc. sont achetés en quantité moindre de façon à disposer d'un nombre suffisant de cadeaux à apporter à ses aînés et/ou assez de cadeaux à offrir aux visiteurs lors du premier jour. Le stock de cadeaux n'est d'aucune manière suffisant pour couvrir l'ensemble des cadeaux qui seront offerts aux visiteurs, mais chaque famille compte sur les cadeaux génériques et personnels que ses membres recevront pour compléter l'investissement initial.

Tous les efforts convergent pour que les biens reçus soient parfaitement aliénables, soit qu'ils soient consommés immédiatement, soit qu'ils soient neufs et génériques et donc sans empreinte du donneur, ou de circulations précédentes. Ce sont donc les actes de donner et de recevoir, l'ordre et la formalité avec lesquels ces gestes sont opérés qui importent. Une fois le 'poids de l'objet' mesuré il n'y a aucune obligation de le garder, ce qui demeure néanmoins est la mémoire de qui a donné quoi et ce qui a été donné.

Seuls quelques cadeaux sont achetés ou confectionnés avec un destinataire précis et sont exclus de la circulation généralisée des présents du Nouvel An. Par exemple, la mère de Tuyaa avait cousu une veste traditionnelle pour Erdene et Batuhan et avait acheté une figurine superman spécialement commandée par Otgono. A l'image de la plupart de ses jouets, la durée de vie de la figurine superman qu'Otgono avait reçue de ses grands-parents fut courte. Celle-ci tant désirée et attendue par Otgono disparut au bout d'une semaine. Néanmoins, un an plus tard Otgono se souvenait encore et mentionnait occasionnellement le super héros que sa grand-mère lui avait offert. Non seulement les enfants avaient une

mémoire précise des personnes qui leur avait offert tel ou tel jouet ou tel vêtement, mais aussi se souvenaient-ils de la provenance des biens reçus par les autres membres de la famille.

Pour les quelques cadeaux conservés plutôt que remis en circulation, l'association entre la personne l'ayant donné et l'objet devient partie intégrante de l'objet. En conséquence, la façon dont les objets circulent d'un foyer à un autre et le choix de cadeaux consommables ou à durée de vie limitée du fait de leur piètre qualité est une façon de limiter la pénétration de l'espace domestique par des objets dont l'utilisation crée *de facto*

une relation avec leurs donateurs. En ce sens, par-delà le besoin d'alimenter le stock de cadeaux à redistribuer, la négociation minutieuse des quelques présents qu'un enfant sera autorisé à garder est une façon indirecte de contrôler les liens que les enfants développent avec des personnes extérieures à leur foyer. De fait, les présents que les enfants reçoivent de foyers inconnus sont immédiatement consommés ou redistribués.

Une des questions formelles posées lors des salutations est de savoir si le foyer a reçu beaucoup de visites. Question à laquelle l'hôte répond invariablement que beaucoup de visites ont été reçues. De manière cruciale, dans l'échange de cadeaux et de visites, ce qui importe ce ne sont pas les objets en eux-mêmes puisqu'ils seront immédiatement remis en circulation ; ce qui prévaut ce sont les actions de rendre visite et accueillir, donner et recevoir, l'ordre des visites et la valeur des présents. Rendre visite et recevoir des cadeaux est aussi obligatoire que d'accueillir des visiteurs et offrir des cadeaux. Un manquement à l'une ou à l'autre de ces obligations est également perçu comme un manque de respect pour le foyer. Visites et dons circulent dans le souci d'un équilibre précis, où l'ordre des visites reproduit l'ordre hiérarchique, et les cadeaux offerts actualisent le poids relatif donné aux relations. Plus un foyer a un statut élevé corrélé à la séniorité de ses membres, plus il recevra de visites. Hommes et objets circulent selon des itinéraires qui reflètent le réseau de parentèle de chaque foyer et leur position hiérarchique à l'intérieur de ces réseaux. Les aïeux n'ayant pas l'obligation de retourner

les visites, des cadeaux leur sont apportés par les visiteurs. A l'exception des quelques cadeaux qui sont gardés et des friandises, mets et alcools consommés, à la fin de la semaine de visites du Nouvel An, les familles ont redistribué la plupart des cadeaux reçus.

Si les présents qui circulent durant les visites du Nouvel An sont parfaitement aliénables, c'est

« Les présents ne sont qu'instrumentaux par rapport à l'acte de donner, qui est le véritable objet des visites du Nouvel An. »

donc les actes de rendre visite et de recevoir qui comptent et demeurent. Recevoir ne donne pas nécessairement la prérogative d'aliéner l'objet mais donne inmanquablement la capacité de le faire circuler. Les pré-

sents ne sont qu'instrumentaux par rapport à l'acte de donner, qui est le véritable objet des visites du Nouvel An. Pour preuve, les cadeaux ne sont pas transmis *in absentia*.

Authentifier la hiérarchie

De manière significative, en comparaison à la production de relations hiérarchiques par le système de la Kula tel que Weiner l'analyse (1992), la valeur relative des biens aliénables n'est pas dépendante de la possession par les foyers de biens (temporairement) inaliénables. La hiérarchie sociale célébrée et actualisée au cours des célébrations du Nouvel An n'est pas « authentifiée » par la préservation de possessions matérielles qu'il s'agirait de « conserver-tout-en-donnant (keeping-while-giving) ». Seul le contexte du Nouvel An génère l'obligation de retourner une visite reçue. Néanmoins ce ne sont pas les objets par leurs qualités d'inaliénabilité qui génèrent cette obligation. En quelque sorte, chaque visite reçue et rendue forme un système clos et l'ordre des visites établit des relations hiérarchiques entre foyers.

Le Nouvel An semble une accélération du processus selon lequel toute forme d'accumulation est soumise au principe d'obligation de donner une partie pour s'assurer que la fortune (*hishig*) – un capital volatile et jamais acquis qui se matérialise dans le succès, la réussite matérielle et la santé – se pérennise au sein du foyer (Empson 2011). Le grand âge, la connaissance et la descendance nombreuse sont les attributs qui prouvent la « vertu-fortune » (*buyan hishig*) d'une personne et qui lui confèrent le statut de

personne respectée dans la hiérarchie mongole. Si ces qualités sont intrinsèquement inaliénables, le dispositif de visites ritualisées permet néanmoins de faire circuler et donc de distribuer ce qui en émane : la vertu/fortune (*buyan hishig*). De manière circulaire, plus une personne est âgée plus sa descendance s'étend, plus elle reçoit de visites et plus elle a d'opportunité de donner, et ce faisant d'« authentifier » son statut. L'« authentification » de l'ordre hiérarchique par la circulation d'objets parfaitement aliénables reflète son enracinement dans le passage du temps. Aucun bien inaliénable n'établit ou ne représente la supériorité d'un foyer, ou d'un groupe de parenté sur un autre, supériorité qui si elle était « authentifiée » dans des biens immeubles pourraient se transmettre de génération en génération. La célébration de l'ordre hiérarchique est interne à chaque parentèle et chaque année l'itinéraire et le cercle de distribution s'actualisent selon les naissances de foyer, et décès d'aïeux. Si l'ordre hiérarchique en lui-même est atemporel (Højer, à paraître), c'est dans la mesure où il se reproduit chaque année en ré-instituant les aînés en tant qu'aînés et cadets en tant que cadets, et matérialise le passage irrémédiable du temps et le renouvellement des générations plutôt qu'il ne les transcende. C'est aussi ce que les enfants appréhendent en participant aux cérémonies du Nouvel An.

Conclusion

Mauss, le premier, mit en lumière que les dons, dans la mesure où ils restent attachés à la personne qui les a offerts, sont inaliénables et de ce fait obligent la personne qui les reçoit. Dans le cadre des visites du Nouvel An mongol, les visites reçues sont immédiatement rendues, et la plupart des présents reçus sont remis en circulation immédiatement. En conséquence, lorsque se terminent les festivités, toutes les obligations potentiellement engendrées par les dons effectués semblent déjà soldées. Lorsque les enfants découvrent que la plupart des présents qu'ils ont reçus seront redistribués aux personnes rendant visite à leur famille, ils font l'apprentissage que, paradoxalement, l'acte de donner, permet leur

statut de fils ou de fille et, est leur seul moyen d'affirmer leur propriété sur un objet, précisément en y renonçant. La leçon, ainsi mise en exergue, est que ce qui compte et ce qui reste n'est pas la chose donnée mais l'acte même de donner et d'avoir donné. Les célébrations du Nouvel An mongol révèlent comment la hiérarchie sociale dans le Gobi Moyen se reproduit en faisant circuler personnes et biens plutôt qu'en instrumentalisant des biens inaliénables, et transcende le passage du temps en mettant à contribution la force d'actions rituelles répétées et de l'apprentissage par la participation dès la plus tendre enfance.

Remerciements

Pr R. Astuti, Dr R. Empson, Dr C. Allerton, Dr. A. Bezzazi, les membres du Séminaire Asie Centrale de l'École des Hautes Études en Sciences Sociales, les Membres du Séminaire parenté du Laboratoire d'Anthropologie Sociale pour leur participation intellectuelle à l'élaboration de cette recherche et à la Fondation Fyssen pour avoir rendu cette étude matériellement possible.

Bibliographie

- Empson, R. (2011). *Harnessing Fortune: Personhood, Memory and Place in Mongolia*. Oxford : Oxford University Press.
- Højer, L. (n.d.). *The anti-social contract: Magic and suspicion in Northern Mongolia*. Submitted to Berghahn.
- Mauss, M. (1950). *Essai sur le don*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Michelet, A. (2017). *Partage, propriété et apprentissage de la parenté par les enfants dans le Gobi moyen (Mongolie)*. In In Carvalho Isabel, Medaets Chantal, Pierrot Alain (eds), *Domination et apprentissages: Anthropologie des formes de la transmission culturelle*. Paris: Hermann.
- Michelet, A. (2015). *Why are Mongolian infants treated like "kings"? Care practices and personhood of young children in the Middle Gobi (Mongolia)*. *Inner Asia*, 17(2), 273–92.
- Weiner, A. (1992). *Inalienable possessions: The paradox of keeping-while-giving*. Berkeley: University of California Press.

Introduction

The Mongolian New Year (*Tsagaan Tsar*) marks the start of a new astrological cycle according to the lunar calendar. The New Year discontinues time by making everyone one year older and suspends it by orchestrating the enactment of timeless hierarchical order (*Højer forthcoming*). Preparations for the New Year begin weeks before the event, with the collective preparations of hundreds of meat dumplings (*buuz*) and the purchase of alcohol and gifts. In the days preceding the first day of the Year, the yurt is cleaned from roof poles to floor carpets. People strive to 'clear' everything from the past year, including settling all their debts, so as to make the year to come, so to speak, new.

The New Year celebrations, which start on the morning of the first day of the New Year and continue through the following weeks, consist in paying ceremonial visits to relatives according to seniority order and following the formalised protocol of etiquette. On the first day, parents and close senior relatives are visited by their children and junior relatives. In the following days, visits are extended and returned. Visitors are greeted with the full range of ceremonial food and beverages, and each person, adults and children alike, is given individual gifts ranging from a few sweets and a token item (such as a pen or a pair of socks) to expensive valuables (such as a bottle of vodka, a piece of pricy clothing, a box of chocolates, or banknotes). Adults generally avoid giving valuable objects to children and the Mongolian New Year represents one of the rare occasions when children receive non-consumable gifts.

I celebrated the onset of Year of the Mouse with my host Erdene, his wife Tuyaa, their sons Otogno (6yo) and Batuhan (3yo) by paying visits to their relatives and welcoming their guests together with them. On the fifth day, one of Erdene's cousin paid us a visit, together with his wife and 2 year-old boy. Batuhan was home, quietly observing the guests. When his mother offered a pair of socks, a pack of biscuits and a banknote to his cousin, Batuhan broke into tears, and in-between two sobs, asked her to return his socks. Unlike his younger brother, Otogono had learned to anticipate that most presents he had received ought to be redistributed.

In this paper based on ethnographic fieldwork in the Middle Gobi, I elucidate the logic underlying New Year circulations of good and persons by examining children's participation.

Weighing relationships

On the morning of the New Year of the Mouse, dressed in our nicest *deel* (Mongolian overcoat), we all went to pay a ceremonial visit to Erdene's grandfather who was one of the oldest men in the village. When we arrived, twenty or so relatives had already gathered, so that people had to squeeze to let us sit. We exchanged ceremonial greetings, drunk a cup of boiling tea, consumed meat dumplings, sliced meat, a few sweets and quickly left after Erdene's grandmother had offered each of us presents. We then headed to the regional capital to visit Erdene's parents, uncles and relatives and spent the day paying visits according to the same protocole. We returned home, late at night, dizzy from overeating and overdrinking.

On the second day of the New Year, a day deemed inauspicious for travelling, we stayed in the village. Erdene and the children toured households (*ail hese-*) separately, while Tuyaa stayed home to host children and relatives returning our visits. Excited by the prospect of paying visits and collecting gifts, Otogono woke up unusually early, ate a few biscuits with a cup of hot milked tea that his mother has just made, and announced that he was going to visit households. Tuyaa told him to wait for his brother while Erdene reviewed the list of households that the boys should visit, starting with their oldest relatives. Otogono repeated the good dozen names of the relatives and neighbours he was going to visit and added proudly that this year he would also visit 'families he did not know' so as to get more sweets and banknotes.

In the village, children gather in small groups and tour collectively households to collect gifts from unrelated people. Children's visits to people they don't know appear as an 'oddity' in a context where adults, precisely, only pay and return visits to their kin (*ah düü*). The distribution of treats to children is however not specific to New Year celebrations but occurs on any important ceremonial occasions (children first-hair cutting ceremonies, weddings, funerals, etc.) because it is considered propitious to make children happy (Michelet 2015).

Soon after we finished breakfast, children started to come in a steady flow to collect gifts. Once Batuhan got ready, I accompanied Otgono and Batuhan on their visits. Otgono and Batuhan joined two of their older cousins who encouraged them not to fear venturing on compounds guarded by unwelcoming dogs. I did not follow Otgono and Batuhan on their visits to unknown households as it would have forced the hostess to treat the children and myself ceremonially. However, I witnessed children's visits when I was at home. When unrelated children visited us, they entered together and silently stayed in the entrance waiting to be given something. Sometimes, Tuyaa asked them whose son/daughter they were. Most often, though, children received their gifts silently: presenting their two hands, rapidly putting their gifts in their bag or the chest 'pocket' of their traditional coat and leaving immediately. Once out, children either ran to the next yurt or compared their

booty. They commented on what they had just received, occasionally mocked a stingy hostess, proceeded to some exchanges and/or ate a sweet on their way to the next household.

By contrast, when we visited relatives, hosts asked the boys to come to them and greet them ceremonially or they took the initiative of greeting them by sniffing them, and the hostess invited us to sit while she was looking for our gifts. My presence was a factor which prompted the hostess to invite Otgono and Batuhan to sit and to offer them a cup of tea and some food. The conversation generally turned on the topic of whom we had visited and what presents we had gotten. As soon as the boys got their presents, they urged me to leave. Often, the hostess encouraged Otgono and Batuhan to pay more visits to get more gifts. At the end of our visit, Erdene's cousin for instance prompted Otgono and Batuhan,



Figure 1: Ceremonial New Year Picture. At the centre, the patriarch

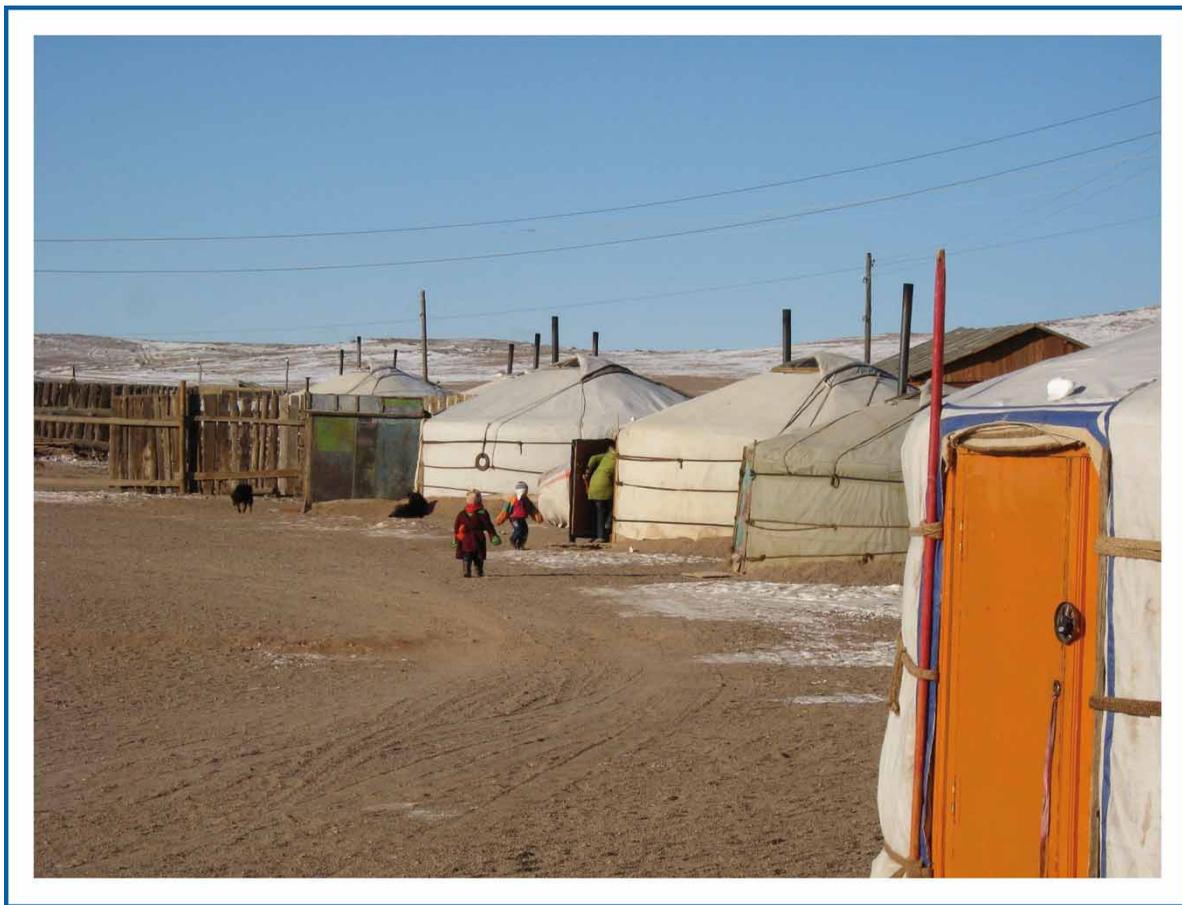


Figure 2: Children paying visit to neighbouring households

«Go to Batah and Tombaiarah, a little south, they are also your relatives (*ah düü*)». Each time we returned home, Tuyaa asked the boys what they had gotten from whom and they proudly showed their treasure: some socks, stickers, sweets, etc. and some small banknotes which they unloaded in their respective gift-boxes.

All households assess carefully the value of what is given to each family member, so that offering appropriate gifts to visitors is a serious matter. Often, Tuyaa pondered for a little while before deciding on the appropriate combination of gifts for each guest. Once, after having long hesitated she feared not having given a valuable enough gift to Jargal, the daughter of one of her husband's numerous cousins. Sharing her concerns with Erdene, he confirmed that she should indeed have added a 5000MNT note rather than two of 1000MNT to the pens and sweets she had gifted her. Tuyaa insisted that the pens were from Germany, costed 2000MNT

and could only be bought in Ulaanbaatar. Still, when Jargal's younger brother visited us, Tuyaa took this opportunity to repair her mistake and asked him to bring a 5000MNT banknote to her sister and to apologize on her behalf.

This interaction reflects the complex operation through which the value of a relation is converted into a material gift. The choice of present requires to take into account objective (genealogical proximity, past gifts) and subjective factors (relative material affluence, degree of intimacy, desire to strengthen the relationship). This said, the fact that gifts weigh relationships is transparent to the giver and recipient alike. The difficulty is only in finding the right equivalence.

Owning by giving

Women are in charge of giving presents, men however also take part in the purchase of gifts, and pay attention to what is received and given.



Figure 3: Distribution of gifts to young visitors touring the village

They also challenge children, for instance by teasing them: “You again? You already got your present from us!”. These interactions underline that presents are not nominally given by the hostess but a present from the family. Gifts and visits are received in the name of the household head, and when children are received individually they are asked whose son or daughter they are. Moreover, two ritualised acts are avoided among family members: husband and wife do not greet each other ceremonially and parents do not give presents to their children (before their children are themselves adults and visit their parents with their own spouse and children). These two (absent) acts materialise that family members are bonded as a ‘unit of exchange’ paying visits and hosting, receiving gifts and distributing presents to other family units.

By being asked to memorize what each person they visited gave them, children are encouraged

to pay attention and compare the value of what has been given to them. They maybe come to realise that giving them presents is also a way through which adults mediate their relationships with their parents, in other words that the gifts they receive are given to them in their quality of son or daughter. This lesson in kinship and family membership is reinforced as children learn that the large majority of the gifts they receive need to be ‘returned’ to their mothers to become part of the family reserve of gifts that she will distribute to visitors, a practice that, as we saw in the introduction, Batuhan found initially hard to accept.

At six years old, Otgono had learned the lesson. When coming back from visiting households, he informed his mother who had given him what. He then negotiated with her so as to keep his favourite toys or clothing items, gave his banknotes to his father for safekeeping (*hamgaala-*) and

willingly offered the rest of the gifts he had collected to his mother. Otgono knew that if he did not take the initiative of giving his presents to his mother so as to protect some of his gifts, they would most likely be taken from his box. He would thus lose the gifts but also lose the opportunity to establish himself as a «good son». Very much like with sweets in daily situations, the act of giving was in fact the only means through which Otgono could claim ownership over the presents he had received, precisely by voluntarily relinquishing them.

As such, the presents that Otgono had received were perfectly alienable. In fact, the act of giving them to his mother transformed them immediately from 'received presents' to 'presents to-be-given' which kept no evidence of their temporary ownership by Otgono. By contrast, what remained inalienable was Otgono's act of having given; act through which he enacted his status of son. By giving his presents to his mother, Otgono did not establish the right to receive, but demonstrated his understanding of obligations as son and family member.

The practice of giving gifts that have just been received from visiting households is absolutely generalised. A range of 'generic presents' (e.g. socks, panties, sweets, cigarettes, etc.) are bought in relatively large quantities to have enough gifts to bring to elders and to give to visitors coming on the first day. The stock of 'generic gifts' constituted ahead of the festivities is in no way sufficient to cover all the gifts that will have to be given to visitors, but each family counts on the gifts that respective family members will receive upon visiting to complement their initial investment.

All efforts converge towards the perfect alienability of the given presents. Either they are consumable goods, or they are new and generic, and thus bear no material or moral marks of the person who gives them. Because gifts are made to be perfectly alienable, it is the very act of giving and receiving, the formality through which these acts are enacted that matter. Once the weight of the gift has been measured, there is strictly no obligation to keep the object; what remains, however, is the memory of who gave what and of what was given.

Only a few items are bought or made as personalised gifts for close relatives. For instance

Tuyaa's mother, Hand had sewn a traditional jacket for Erdene and Batuhan, and had bought a Superman figurine that Otgono had requested. Like most of Otgono's toys, the life span of Superman was short. The figurine Otgono had so desired and longed to receive went missing within a week. However a year later, Otgono still remembered and occasionally mentioned the Superman his grandmother had given him. Not only did children keep precise memory of gifts to them, they also remembered gifts received by others. Months after the New Year, Bilgüün, Tuyaa's 8 year-old niece, could trace accurately from whom I had received a red bag, a scarf or even a pen!

Together with the strictly alienable quality of most objects received, the generalised redistribution of presents operated during the New Year celebrations can be viewed as a way to prevent that homes be penetrated by objects whose use would create relations with their donor. In this sense, beyond the need to build up their stock of gifts to redistribute, the careful selection of a few gifts that mothers allow their children to keep, can be seen as a way to control the bonds that children form with people outside of their home. In fact, the gifts that children receive from 'unknown households' are either immediately consumed or redistributed.

The authentication of hierarchy

Paying visits and receiving gifts is as obligatory as hosting guests and offering them presents. Failing to fulfil one or the other is equally perceived as a lack of respect for one's relatives. One of the questions formally asked by guests during salutations enquires about whether the host household received many visitors. Question to which the host invariably replies that he received many visits. Crucially, when exchanging gifts and visits, what matters is not what is given, as gifts will immediately be put back in circulation, but the very actions of paying visit and welcoming, giving and receiving, the order of visits and the value of what was received.

Visits and gifts circulate with a concern for a precise balance whereby the order of visits reproduces hierarchical order, and gifts actualize the relative weight given to a relationship. Junior households are first to pay a ceremonial, which is returned within a few days, unless the hosts visited live too far. Elders are the persons who

receive the largest number of visits, as paying respect to one's elders is the primary purpose of the New Year celebrations and a source of merit. Elders are not expected to return visits because their age put them at the apex of hierarchy and also render them unable to travel, so that guests bring them gifts. Still, given that close and remote relatives visit elders, their household faces superior spendings in consumable goods and gifts than junior households do.

With the exception of the few gifts which are kept and the edibles which have been consumed, at the end of the New Year celebrations, families have redistributed most of what they received. If the gifts that circulate during the New Year celebrations are perfectly alienable, the very acts of visiting and hosting are what matters. To receive does not necessarily confer the prerogative to alienate the object but gives the capacity to circulate it. Gifts are instrumental to the act of giving, which stands as the real purpose of New Year visits as demonstrated by the fact that gifts are never transmitted *in absentia*. Significantly, in comparison to the production of hierarchical relationships within the Kula system as analysed by Weiner (1992), the relative value of alienable goods circulated during the New Year celebrations does not depend on the household's ownership of inalienable goods. The social hierarchy celebrated and actualized is not authenticated by the ownership of goods that ought to be preserved, what Weiner calls «keeping while giving». The paradox at the heart of gift-giving in Mongolia is not of «keeping while giving» but of «owning by giving». In Mongolia, only visits paid in the context of the New Year celebrations ought to be returned. Nonetheless, this obligation is not generated by the fully alienable gifts received upon these visits. As such, each pair of visit, paid and returned, is a closed system, while the order of visits instigates anew hierarchical relationships among households.

The New Year celebrations seem an acceleration of the process whereby keeping is submitted to the obligation of giving a part to try and ensure that fortune (*hishig*) – a volatile capital which materialises itself in success, wealth and health – be preserved (Empson 2011). Old

age, knowledge and widespread descent are attributes that are evidence of a person virtue/fortune (*buyan hishig*) and which confer the status of respected persons within the Mongolian hierarchical system. If these qualities are intrinsically inalienable, the apparatus of ritualised visits nonetheless allows to circulate and thus to distribute what emanates: the virtue/fortune (*buyan hishig*). In circularity, the older a person is, the more her/his descent extends, the more she/he receives guests who authentify her/his status. The authentication of hierarchical order by perfectly alienable goods reflects its grounding into the passing of time. No inalienable good, transmitted from one generation to the next, establishes or represents the superiority of an household, or of a kin group over another. The celebration of hierarchical order is intrinsic to each parentele. Each year, the itinerary and the circle of distribution is actualized depending on birth and

deaths. The hierarchical order is in itself atemporal (Hojer), to the extent that it reproduces itself every year by re-instituting seniors as seniors and juniors as juniors, while materialising the ineluctable passing of time and the renewal of generation rather than transcending it. This is also what children apprehend in participating in the New Year celebrations.

Conclusion

Mauss first highlighted that gifts, to the extent that they remain attached to the person who gave them, are inalienable and thus oblige their recipient. During the Mongolian New Year, visits are paid back-to-back, and most gifts received are alienable and re-offered, so that the production of obligations through gift-giving seems precluded. In a context where alienable gifts are given and returned without delay, what matters and remains is the very act of giving and having given. As children discover that most of the gifts they received as daughter and son of their family will be redistributed to the guests visiting their families, they learn that relinquishing a gift voluntarily is, paradoxically, their only mean to assert their personal ownership over it. Participating in the circulation of gifts, children

« Gifts are instrumental to the act of giving, which stands as the real purpose of New Year visits. »

also learn that what matters and will remain are not the gifts themselves, but the very act of giving. The exchange of visits and perfectly alienable gifts brings to the fore an alternative to the principle, described by Weiner, of inalienable possessions which warrant hierarchical values and order. Here, social hierarchy sustains itself through circulating rather than instrumentalising (inalienable) good, and transcends the passing of time by grounding itself in the power of repeated ritualised actions in

which children are invited to partake from their youngest age.

Acknowledgments

Pr R. Astuti, Dr R. Empson, Dr C. Allerton, Dr. A. Bezzazi, the members of the Séminaire Asie Centralen of the Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, the members du séminaire parenté du Laboratoire d'Anthropologie Sociale for contributing to the elaboration of this reserch and to the Fyssen Foundation for its financial support.

Études sur le rôle de l'émotion dans la production vocale chimpanzée

Guillaume DEZECACHE

Chercheur post-doctoral à l'Institut Jean Nicod, Département d'études cognitives, ENS, EHESS, CNRS, PSL Research University, Paris, France

Résumé

La production vocale primate est souvent considérée comme affectivement biaisée, c'est-à-dire qu'elle serait dépendante d'un contexte émotionnel approprié. Elle s'opposerait en cela à la production vocale humaine qui montrerait une capacité de produire un même son sous des expériences affectives variées, reflétant ainsi une multiplicité de fonctions pour chaque vocalisation. Les études présentées dans cet article suggèrent que le comportement vocal chimpanzé ne serait qu'en partie affectivement biaisée : nos observations montrent qu'au moins une vocalisation (le *grunt*) intervient dans des contextes de valence diverse chez le jeune enfant. Cette vocalisation cohabite avec d'autres comportements vocaux clairement biaisés affectivement (comme le *whimper* ou cri de détresse) mais acoustiquement et fonctionnellement riches. Enfin, des données préliminaires sur les cris des chimpanzés adultes en situation d'alarme suggèrent qu'ils sont capables de maintenir un comportement vocal contingent à la détection d'un objet menaçant en compagnie d'autres chimpanzés, même lorsqu'ils y ont déjà été exposés sans leurs congénères. Ces données suggèrent un lien complexe entre émotions et comportement vocal chez le chimpanzé.

Mots-clés

Chimpanzés sauvages, émotion, vocalisation, flexibilité vocale

Studies on the role of emotion in chimpanzee vocal production

Abstract

Primate vocal production is often considered as affectively biased. Indeed, chimpanzee vocalizations are supposedly produced under specific emotional states. This contrasts with human vocal production, which is functionally flexible, with calls being produced under various affective states. The studies presented here suggest that this is only partly the case: through observations of chimpanzee infants, we found that one vocal behavior (the *grunt*) is produced with a diversity of emotional valence. Chimpanzee infants also produce calls that are clearly affectively biased (the *whimper*) but nonetheless acoustically and functionally rich. Finally, preliminary results from a study on alert vocal behavior in adult chimpanzees suggest that contingent vocal behavior can be maintained in social contexts, even when the threatening object has been seen before. These data show the complexity of the link between affect and vocal behavior in chimpanzees.

Keywords

Wild chimpanzees, emotion, vocalization, vocal flexibility

Introduction

Celui ou celle qui aborde pour la première fois le comportement des chimpanzés (*Pan troglodytes*) se plongera sans doute dans les travaux de Jane Goodall et dans l'ouvrage *The Chimpanzees of Gombe* [1], qui représente, 30 ans après sa parution, un ouvrage incontournable pour les primatologues des grands singes. Jane Goodall fut l'une des pionnières de la recherche avec les chimpanzés sauvages. Dans son ouvrage, elle est également l'une des premières à tenter de rassembler la variété des comportements vocaux des chimpanzés dans un répertoire vocal, qui singularise certaines unités vocales et séquences d'unités vocales. Etablir un répertoire vocal ne suppose pas seulement de singulariser les différents « cris » ou vocalisations (un projet qui est rendu encore plus difficile par le caractère « gradé » des vocalisations chimpanzées [2]), ou leur position sur un ensemble de continuums). Il s'agit également de pouvoir attribuer une sémantique (singulière ou non) à ces différentes unités vocales. Si le projet de Goodall dans son ouvrage est plus large (elle entend en effet rassembler ce qu'on sait alors des chimpanzés de Gombe en Tanzanie après plus de 20 années de recherche, de leur structure sociale à leur histoire de vie, en passant par leur comportement alimentaire), Goodall choisit comme solution théorique de produire une typologie des vocalisations selon les états émotionnels qui les accompagnent, une solution théorique basée sur l'idée que la production vocale chimpanzée est « affectivement biaisée ». Goodall écrit même que (ma traduction) : « Les vocalisations chimpanzées sont étroitement liées à l'émotion. La production d'un son en l'absence de l'état émotionnel approprié semble représenter une tâche impossible au chimpanzé » [1] (p. 125). Suivant cette approche, Goodall [1] regroupe une trentaine de types de vocalisations que ses assistants et elle-même sont capables de distinguer acoustiquement, à l'oreille. Ces différentes vocalisations seraient produites sous l'empire de différentes émotions positives et négatives : la peur, la surprise négative (*puzzlement*), l'agacement (*annoyance*), l'appréhension sociale, la peur sociale, la colère, la rage, la détresse, l'excitation sexuelle, la satisfaction du contact corporel, la satisfaction pendant le fouragement, l'excitation sociale, et enfin, les sentiments de sociabilité. L'on pourrait dire que les

émotions « positives » motivent l'animal à s'engager ou à continuer une interaction en cours, alors que les émotions plutôt « négatives » invitent l'organisme à suspendre l'interaction ou à la rompre. En tout cas, l'état affectif est supposé nécessaire à la production vocale. Les vocalisations animales non-humaines, en d'autres termes, sont des signaux spécifiques à certaines circonstances émotionnelles et liés à des états de motivation vécus par l'émetteur de la vocalisation. Ce caractère « affectivement biaisé » du comportement vocal chimpanzé, constitue une thèse plus largement soutenue dans la littérature (voir [3,4]) et concerne l'ensemble des primates non-humains.

Cette idée que l'émotion est capitale (et peut-être même nécessaire) à la production vocale animale en général, et chimpanzée en particulier, est l'idée centrale des études qui ont été menées grâce au financement de la Fondation Fyssen.

Dans une première étude, nous avons observé le comportement vocal des jeunes chimpanzés afin de déterminer si toutes les productions vocales sont en effet affectivement biaisées. Nous avons trouvé que les *grunts*, omniprésents dans le répertoire chimpanzé, constituent une unité vocale extrêmement flexible et produite dans des contextes affectifs variés chez l'enfant, ce qui suggère une certaine flexibilité fonctionnelle dans leur répertoire. Dans un second temps, nous avons analysé un comportement vocal fortement émotionnel et affectivement biaisé, les *whimpers* ou cris de détresse, et nous avons tenté de comprendre dans quelle mesure ils pouvaient être flexibles dans leur usage et leurs caractéristiques acoustiques. Enfin, dans une troisième étude, nous avons tenté d'approcher les mécanismes motivationnels des vocalisations d'alerte chimpanzées en utilisant un protocole original. Les premiers résultats suggèrent que les vocalisations produites dans des contextes d'alerte peuvent être produites même après habituation au stimulus, ce qui suggérerait qu'elles ne sont qu'en partie produites sous l'empire de l'affect. Les études mentionnées dans cet article ont été conduites entre février et juin 2014, décembre 2014, mars et juin 2015 et mars et mai 2016 avec les chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*) de la communauté de Sonso, dans la forêt de Budongo en Ouganda [5].

Étude 1 : le comportement vocal précoce du chimpanzé et l'évolution de structures vocales fonctionnellement flexibles

Dans une première étude, nous avons tenté d'analyser la mesure dans laquelle la production de vocalisations des enfants chimpanzés est affectivement biaisée. Comme nous l'avons vu plus haut, les vocalisations primates sont largement caractérisées comme étroitement liées à des contextes bien particuliers et produits sous l'empire d'une expérience affective bien spécifique [6]. En cela, le comportement vocal primate non-humain se distinguerait du comportement vocal des primates humains [7]. Chez les humains, le système vocal est capable de produire une variété d'expressions, qui sont souvent apprises et exprimées sous divers états émotionnels ou affectifs, avec une correspondance non exclusive entre signaux et fonctions. Ceci serait permis par une capacité de « flexibilité vocale fonctionnelle ». La flexibilité vocale fonctionnelle, ou « la capacité de produire des sons qui sont exempts de toute fonction prédéterminée » [8] est considérée comme une caractéristique importante du langage humain et représente une condition cognitive préalable à l'apprentissage d'une variété d'expressions culturellement spécifiques. La flexibilité vocale fonctionnelle se manifeste par le découplage des signaux et des fonctions de certains sons produits par les jeunes enfants [8,9] : outre la production de signaux spécifiques à l'espèce (les pleurs et le rire, par exemple) et avec une force illocutoire caractéristique (pour exprimer la plainte et l'exultation), les jeunes enfants humains âgés de 3 à 4 mois produisent des sons non-végétatifs (appelés *squeals*, *vocants* et *growls*) qui peuvent chacun intervenir sous divers états affectifs. Ces données suggèrent qu'il existe effectivement des sons, dans le répertoire vocal humain, qui, contrairement aux vocalisations propres à une espèce, ne sont pas liés à une émotion spécifique.

Pour autant, nous avons des raisons de penser que le système vocal d'autres espèces de primates, notamment des grands singes, manifeste de la flexibilité vocale fonctionnelle. Une analyse récente du comportement vocal bonobo (*Pan paniscus*) a révélé qu'ils peuvent produire un son (le *peep*) de manière acoustiquement indistincte dans des contextes positifs et neutres, suggérant une certaine flexibilité fonctionnelle vocale présente chez un primate non-humain [10]. Par

ailleurs, ces vocalisations sont également produites dans des états émotionnels de valence négative, lorsque les sujets sont agressés ou qu'ils découvrent un prédateur. Ces *peeps* négatifs, s'ils possèdent une fréquence fondamentale plus haute que les autres et qu'ils sont relativement plus courts que les *peeps* positifs, semblent acoustiquement très proches de ceux produits dans les autres contextes émotionnels. Ils laissent à penser que la flexibilité vocale fonctionnelle existait déjà chez l'ancêtre commun de *Pan* et d'*Homo*. Dans ce premier projet, nous visions donc à déterminer si les chimpanzés peuvent produire des sons qui ne sont pas affectivement biaisés et qui peuvent exprimer des états positifs, neutres et négatifs à différentes occasions.

Suivant l'échantillon d'Oller et collègues [8], nous avons observé tous les enfants âgés de 0 à 12 mois présents dans la communauté de Sonso, forêt de Budongo en Ouganda, en 2014 et 2015. Les chimpanzés sont capables de produire des signaux vocaux dès les premiers jours de vie [11] et ils sont socialement réactifs dès les premières semaines de vie [12,13]. Nous nous sommes concentrés sur 7 individus, dont nous avons enregistré plus de 2 000 productions vocales. Un millier d'entre elles ont été sélectionnées pour une analyse contextuelle détaillée. Nous nous sommes particulièrement intéressés à la production de *grunts* ou aux comportements vocaux que nous avons rassemblés sous ce terme (plus de 80 % de la totalité des cris). La production de *grunts* semble présenter une grande souplesse au cours du développement, avant qu'ils ne soient produits de manière sélective et appropriée, lorsque les chimpanzés rencontrent des individus hiérarchiquement supérieurs notamment [14] ou qu'ils fourragent [15]. Les *grunts* sont produits à partir des premières semaines de vie [12,16]. L'on peut distinguer trois types de *grunts* principaux : les *uh-grunts* sont courts, tonals et perçus comme des voyelles telles que {u}, {o} ou {a} par les humains ; les *staccato-grunts* se composent d'une courte série de *uh-grunts*. Ces deux premiers types de *grunts* sont produits lorsque l'enfant rencontre un objet nouveau ou qu'il approche un congénère. Enfin, le troisième type de *grunt* est le plus courant : il s'agit des *effort grunts* qui sont à peine audibles. Ils sont essentiellement produits lorsque l'enfant se déplace, d'où l'appellation de *grunts* « d'effort » [16]. Selon Plooij et Laporte, les *grunts* d'effort consisteraient en une simple

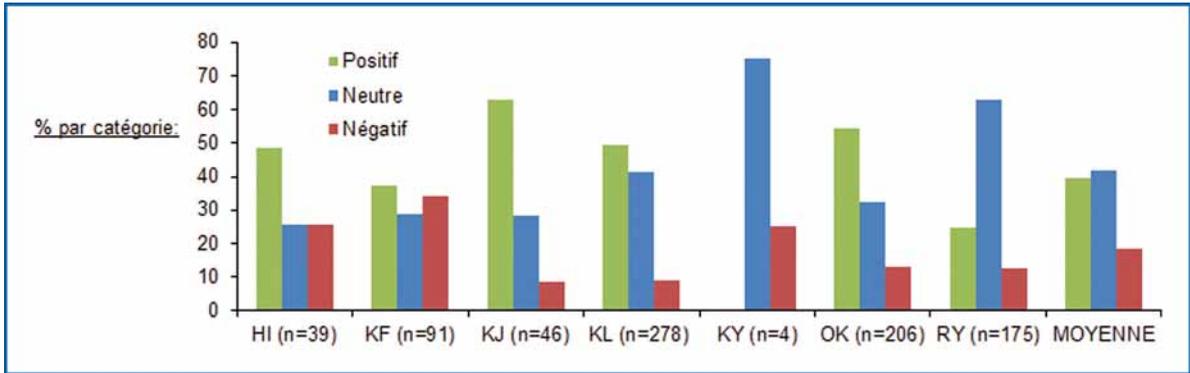


Figure 1. Classification des *grunts* par individu et par émotion (% par catégorie).

libération d'air due à un effort musculaire. En ce sens, ils auraient peu de valeur communicative et seraient peut-être même à rapprocher de sons végétatifs. Pourtant, et comme le note Plooij lui-même, ce type de *grunts* peut se produire pendant une absence totale de mouvements. Nous avons décidé d'analyser tous ces sons ensemble, au lieu de décider a priori qu'ils étaient fonctionnellement et acoustiquement distincts : comme nous l'avons mentionné précédemment, le répertoire vocal des chimpanzés est en grande partie gradé. Cela vaut également pour le *grunt*, duquel les *uh-grunts* et les *effort grunts* sont peut-être des versions gradées qui s'inscrivent sur un continuum.

Pour chaque événement vocal, nous avons codé le comportement de l'enfant et celui de la mère. L'événement vocal a été codé comme reflétant un état émotionnel positif si l'enfant jouait et qu'il était détendu, qu'il était épouillé par un congénère, s'il se nourrissait du sein de la mère, et moins souvent de nourriture solide, et s'il produisait un son en s'approchant d'un congénère pour le saluer. L'événement vocal était considéré comme neutre si l'enfant produisait le son en se déplaçant, s'il se reposait (absence ou quasi-absence de mouvements), s'il manipulait un objet sans pour autant jouer avec, et s'il saluait un congénère sans s'en approcher. Enfin, le contexte de la vocalisation était considéré comme négatif si l'enfant essayait de se nourrir du sein de la mère sans y parvenir ou s'il quémandait de la nourriture sans la recevoir, s'il essayait de rentrer en contact avec la mère ou de se dissimuler dans ses bras, ou s'il essayait de s'échapper d'une situation inconfortable (un mouvement trop brusque de la mère quand l'enfant est porté, ou un jeu trop agressif). Comme le montre la

Figure 1, les *grunts* sont produits dans une variété de contextes émotionnels. Ils semblaient être largement présents dans des contextes négatifs chez les plus jeunes des individus. En effet, entre 0 et 2 mois, la quasi-totalité sont produits par l'enfant lorsqu'il se trouve dans une position inconfortable ou qu'il essaie d'atteindre le sein de la mère sans y parvenir. Plus tard, ils se manifestent dans des contextes positifs (épouillage, jeu) et neutres (avec ou en l'absence de mouvement). A contrario, certaines autres vocalisations (comme les *whimpers* - voir l'étude n° 2) sont presque exclusivement produites dans des contextes négatifs.

Après avoir montré qu'ils étaient présents dans divers contextes émotionnels, la prochaine étape de l'étude consistait à vérifier si ces *grunts* positifs, neutres et négatifs étaient de fait



Figure 2. Kaija, un des enfants observés. Photo par Guillaume Dezecache.

acoustiquement indistincts. Nous avons sélectionné au hasard 240 *grunts* (80 par catégorie d'émotion) que nous avons extraits. Des résultats préliminaires obtenus avec une analyse de type *dynamic time warping* (DTW) suivi d'un *clustering* des différents sons ont montré que les *grunts* semblent distribués de manière homogène sur les trois types d'émotion, ce qui suggère que les *grunts* représentent une unité vocale fonctionnellement flexible, c'est-à-dire un son qui n'a pas de fonction prédéterminée. Il faudrait dorénavant étudier si ces différents sons deviennent ensuite biaisés affectivement chez l'adulte.

Étude 2 : les cris de détresse : une vocalisation très marquée affectivement mais flexible dans sa production

Dans une deuxième étude, nous avons profité d'autres types de vocalisation produits par les jeunes enfants, que nous avons alors collectés et que nous avons mentionnés plus haut, les *whimpers* ou cris de détresse. Ces sons sont fréquents dans les interactions entre mère et enfant et ils sont les cris de détresse des chimpanzés par excellence.

Au cours de la période périnatale, lorsque les enfants passent une grande partie de leur temps en contact avec la mère, les *whimpers* se produisent quand le contact ventro-ventral est rompu et/ou lorsque l'enfant n'arrive pas à accéder au sein de la mère, même si, comme nous l'avons vu, des *grunts* sont parfois aussi produits dans ces circonstances. Plus tard, la perte du contact avec la mère (lorsqu'elle n'est plus en visuel), la menace sociale (notamment les situations d'agression entre les congénères) et la douleur physique (lorsqu'une séance de jeu avec un individu plus âgé devient trop agressive) sont les causes les plus courantes. Dans une étude longitudinale antérieure, il s'est avéré utile de faire la distinction entre les *whimper-hoos* (qui se produisent rarement en série, sons doux et de fréquence basse), les *whimpers* (séries de *whimper-hoos* dont la fréquence fondamentale devient progressivement plus haute au cours de la séquence) et les pleurs, qui ressemblent à des cris d'adulte et sont marquées par une fluctuation rapide de la fréquence [16]. La **Figure 3** présente une séquence, variant entre des *whimpers* et allant jusqu'à un début de pleurs, ces derniers étant encore plus visibles sur la **Figure 4**.

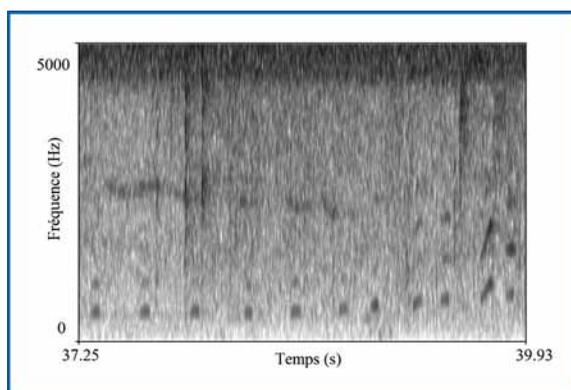


Figure 3. Spectrogramme temps-fréquence d'une série de whimpers, finissant par des pleurs, après rupture du contact entre Kaija et sa mère (Kwera). On observe clairement une augmentation de la fréquence fondamentale au cours de la séquence.

Cette variabilité acoustique des vocalisations de détresse des jeunes chimpanzés leur permet d'attirer l'attention de leur mère pour une variété de besoins. Ces sons pouvant révéler l'identité de leur émetteur, ils peuvent permettre à la mère de réagir très vite [17]. Notre but dans cette étude était de mieux comprendre cette variabilité fonctionnelle et acoustique et d'en examiner la potentielle flexibilité.

Chez les humains, au moins trois causes de cris de détresse ont été décrits : après la naissance, les enfants humains produisent des cris lorsqu'ils ont faim [18], lorsqu'ils sont séparés des mères [19] et lorsqu'ils ressentent de la douleur [20]. Si des différences acoustiques ont été trouvées entre divers types de vocalisations de

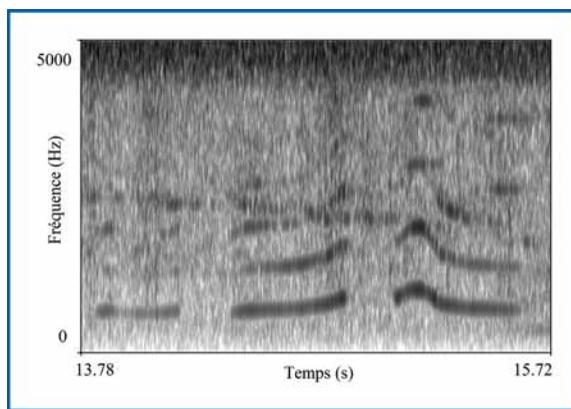


Figure 4. Spectrogramme temps-fréquence d'une série de pleurs, produit par Kaija après rupture du contact avec sa mère (Kwera).

détresse produits dans différents contextes [21], il est généralement admis que les vocalisations de détresse font partie d'un système gradé [22], la fréquence fondamentale jouant un rôle important dans la transmission des différents niveaux d'urgence [23,24]. Des conclusions similaires ont été tirées pour les appels de détresse des animaux non humains. Dans une revue de la littérature, Lingle et ses collègues [25] ont noté que les deux principaux types d'appels produits par les jeunes animaux en détresse (c'est-à-dire, les appels d'isolement et de capture) se placent en fait sur un continuum.

Afin d'examiner quels facteurs pouvaient expliquer la richesse acoustique des appels de détresse des jeunes chimpanzés, nous avons analysé 271 séries d'appel de détresse recueillies auprès de 8 enfants chimpanzés, au cours d'interactions spontanées avec leur mère. Pour chaque séquence, nous avons codé la cause de la vocalisation et nous avons classé les séquences en fonction de l'urgence de la situation du point de vue de l'observateur humain : les situations présentant un élément menaçant (comme un prédateur potentiel, un humain trop proche) ou infligeant de la douleur (comme un jeu trop brusque) étaient d'urgence maximale. La séparation entre la mère et l'enfant était jugée comme d'urgence intermédiaire parce que la mère chimpanzée est en général très attentive à son enfant et qu'elle n'admettrait pas elle-même une distance qui lui semblerait menaçante. Enfin, certaines séquences de *whimpers* étaient produites sans raison apparente et donc d'urgence minimale. La présence d'autres éléments contextuels était aussi notée quand il était possible de le faire : nous avons ainsi codé la distance entre la mère et l'enfant au début de la vocalisation. Nous avons également analysé son comportement au cours de la séquence vocale : si elle regardait l'enfant, si elle l'approchait, si elle vocalisait, et si elle venait le prendre dans ses bras.

L'analyse acoustique était, comme pour l'étude 1, réalisée avec des techniques de *speech analysis*. Nous présenterons ici des données dont les paramètres ont été extraits manuellement. Il s'agit notamment de la valeur pic de la fréquence fondamentale (la fréquence fondamentale pouvant augmenter avec le caractère aversif de la situation) à la moitié de la première vocalisation de la séquence, ainsi que la fréquence de vocali-

sation (nombre de vocalisations divisé par la durée totale de la séquence de vocalisation, en secondes). Comme on peut le voir sur la **Figure 5**, la fréquence fondamentale pic de la première vocalisation d'une séquence augmentait avec l'urgence de la situation, avec une différence claire entre le niveau minimal et les niveaux intermédiaire et maximal d'urgence. La fréquence temporelle d'émission des cris augmentait quant à elle davantage en situation d'urgence maximale. De manière surprenante, les situations d'urgence intermédiaire étaient marquées par une fréquence temporelle d'émission inférieure aux situations d'urgence minimale.

Comment ces différents paramètres acoustiques impactent-ils la mère ? Les résultats indiquent que les mères approchent le plus en situations d'urgence intermédiaire et maximale, et qu'elles collectent l'enfant davantage en situation d'urgence maximale que dans les autres situations. Des analyses en cours semblent montrer que la réaction de la mère peut être prédite par l'acoustique du cri seule. Cela étant dit, de nombreux autres signaux (indices dans l'environnement, expressions faciales et gestuelles de l'enfant) jouent un rôle important dans la décision de la mère d'intervenir ou non. Ces quelques résultats suggèrent en tout cas que les chimpanzés modulent leurs vocalisations de détresse en fonction de l'urgence de la situation.

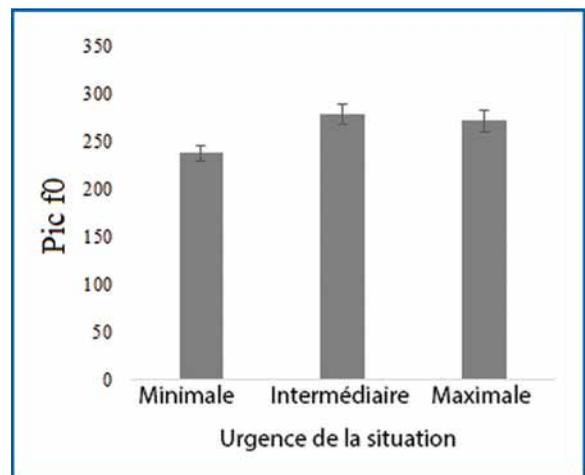


Figure 5. Niveau de la fréquence fondamentale (pic de la fréquence fondamentale à la moitié du premier cri) en fonction de l'urgence de la situation. Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

Étude 3 : le rôle de l'émotion dans la production de cris d'alarme

Une étape importante dans l'évolution de la capacité communicative humaine est l'émergence de la capacité de produire des signaux qui sont sensibles aux états de connaissance des autres et qui sont sélectivement ajustés pour les modifier activement. Il s'agit ainsi de signaux qui ne sont pas simplement tributaires de l'expérience émotionnelle et épistémique de celui qui les produit mais qui sont précisément émis pour apporter de l'information importante à autrui, au-delà du ressenti émotionnel et motivationnel individuel. Chez l'homme, une telle capacité se reflète notamment par la modulation de la production de signaux pour maximiser leur pertinence pour le récepteur [26]. La question de la répartition phylogénétique de cette capacité est contestée. Chez les chimpanzés, des études récentes ont montré que les mécanismes à la base des comportements vocaux d'alerte sont sensibles à la présence de congénères, à la composition du groupe et à ses états épistémiques [27,28]. Ces études suggèrent donc que les chimpanzés sont capables d'adapter leur comportement communicatif aux besoins d'information d'autrui. Cela signifie-t-il pourtant que les chimpanzés éprouvent une motivation à fournir des informations aux autres ? Cette question requiert l'analyse des mécanismes mêmes de la production vocale des chimpanzés, en particulier dans des contextes émotionnellement chargés, tels que les situations alarmantes ou de danger. Une première étape pour permettre de dévoiler les mécanismes à l'œuvre dans la production vocale d'alerte consisterait à isoler la contribution de processus émotionnels de préservation de soi, c'est-à-dire, la réaction émotionnelle propre de l'animal lorsqu'il est exposé à un objet menaçant. De fait, s'il existe une motivation à communiquer de l'information à autrui chez les chimpanzés, ils devraient maintenir leur comportement communicatif même après avoir été exposés et habitués à l'objet menaçant, pour peu qu'ils le considèrent encore comme d'intérêt pour leurs congénères. Les humains manifestent sans aucun doute une telle motivation communicative : si Marie passe par un nouveau magasin qui possède des articles qu'elle sait être d'intérêt pour Jean, elle ne manquera pas de communiquer à Jean la présence du magasin lors d'un passage ultérieur en sa compagnie. Dans l'écologie primate, une situation similaire pourrait être la découverte d'un nouvel

arbre fruitier par un animal solitaire, et la visite subséquente de ce même individu avec des congénères, si l'individu qui découvre l'objet et les congénères partagent un intérêt commun pour l'objet.

Dans cette étude, neuf mâles chimpanzés étaient d'abord exposés à un modèle d'araignée (une espèce non présente dans la forêt de Budongo en Ouganda – un objet pour lequel les chimpanzés montraient de l'appréhension) seul. On leur présentait ensuite le même objet soit seul (Groupe Non-social), soit en compagnie d'autres individus de la communauté (Groupe Social). Si la production vocale chimpanzée est marquée par une motivation à communiquer quelque chose à autrui, au-delà de la simple excitation individuelle, nous prédisions que le comportement communicatif devrait être davantage maintenu entre les deux présentations chez les individus du Groupe Social que chez les individus du Groupe Non-Social. En considérant le comportement vocal produit contingent pendant la première minute après la détection de l'araignée (**Figure 6**), nous avons pu voir que le comportement vocal semblait plus fréquemment maintenu et même augmenté dans le Groupe Social lors de la seconde exposition. En effet, un seul des quatre individus du Groupe Non-Social a produit une vocalisation lors de la deuxième exposition, contre trois des cinq individus du Groupe Social. Il s'agit cependant d'un résultat non-différent de la chance, peut-être pour des raisons de taille d'échantillon. Nous entendons augmenter la taille de l'échantillon afin d'obtenir au moins six

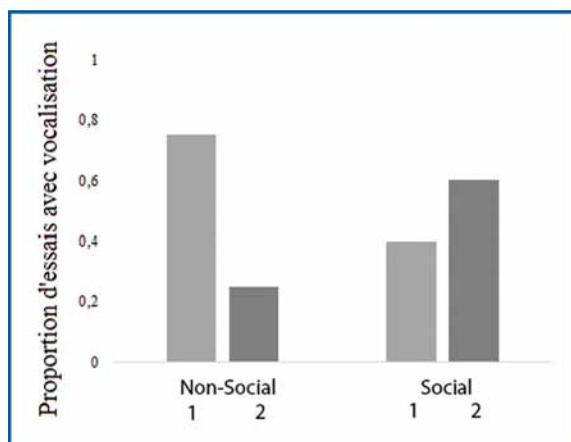


Figure 6. Proportion d'essai (/1) comprenant une vocalisation contingente à la détection de l'araignée dans le Groupe Social (Social) et le Groupe Non-Social (Non-Social).

individus dans chaque groupe, ce qui consisterait à tester tous les mâles adultes de la communauté. S'ils s'avèrent aller dans le même sens, ces résultats montreraient qu'à expérience égale avec un objet menaçant, un individu exposé avec des congénères maintient son comportement communicatif, suggérant que la vocalisation d'alerte n'est pas tributaire de la seule émotion d'appréhension ou de surprise ressentie par l'individu.

Discussion générale et perspectives

Les travaux réalisés au cours de ce post-doctorat se sont inscrits dans la thématique générale du rôle de l'émotion dans la vocalisation animale non-humaine, et chimpanzée en particulier. Partant de l'hypothèse que les vocalisations chimpanzées sont affectivement biaisées et produites sous l'empire de l'émotion, nos observations suggèrent qu'au moins une vocalisation (le *grunt*) intervient dans des contextes de valence diverse chez le jeune enfant. Cette vocalisation cohabite avec

d'autres comportements vocaux clairement biaisés affectivement (comme les *whimpers* ou cri de détresse)

mais acoustiquement et fonctionnellement riches. Enfin, les premières données d'une dernière étude vont dans le sens d'un lien ténu mais non « nécessaire » entre la production vocale et l'expérience affective individuelle chez les chimpanzés, en montrant des individus maintenant leur vocalisation d'alerte en situation sociale alors qu'ils ont déjà été exposés à l'objet menaçant auparavant. Ces données suggèrent qu'émotion et production vocale sont liées de manière complexe chez le chimpanzé.

Note

L'ensemble des travaux présentés dans cet article sont en cours de préparation pour publication dans des revues internationales à comité de lecture et/ou reçoivent actuellement des données complémentaires. Certaines des analyses présentées ici sont donc à dessein ou à défaut préliminaires et peuvent donner lieu à des interprétations plus complètes ou différentes dans les travaux qui seront publiés. L'auteur invite les lecteurs intéressés à le contacter par email (guillaume.dezecache@gmail.com) pour de plus amples informations.

Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen pour son support financier, le Professeur Klaus Zuberbühler, le Docteur Marina Davila-Ross et le Docteur Christoph D. Dahl pour le soutien intellectuel et technique, le Professeur Josep Call pour le parrainage de ce projet et sa disponibilité. Les études mentionnées dans cet article ont reçu la permission de l'Ugandan Wildlife Association (UWA ; UWA/TDO/33/02) et de l'Ugandan National Council for Science and Technology (UNCST ; NS 475). Sur le terrain, j'ai reçu l'aide inestimable de Geoffrey Muhanguzi, Zephyr Kiwede et Caroline Asiimwe. Dans la forêt, Sam Adué et Monday Mbotella m'ont permis de naviguer et de me faire accepter par les chimpanzés. Mes remerciements vont également à la Royal Zoological Society of Scotland pour leur financement de la Budongo Conservation Field Station. Enfin, j'aimerais remercier Philippe Schlenker, Emmanuel Chemla, l'ERC et le SNF qui m'ont

permis de retourner sur le terrain, compléter mes études et en commencer de nouvelles.

“ Ces données suggèrent qu'émotion et production vocale sont liées de manière complexe chez le chimpanzé. ”

Bibliographie

- 1. Goodall J. 1986 The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. Harvard University Press.
- 2. Marler, P. 1976. Social organization, communication and graded signals: The chimpanzee and the gorilla. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), Growing points in ethology. Cambridge University Press.
- 3. Oller DK, Griebel U. 2008 Evolution of communicative flexibility : complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication. MIT Press.
- 4. Gruber T, Grandjean D. 2016 A comparative neurological approach to emotional expressions in primate vocalizations. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 73, 182-190.
- 5. Reynolds V. 2005 The chimpanzees of the Budongo Forest: ecology, behaviour, and conservation. Oxford University Press.
- 6. Oller DK, Griebel U. 2005 Contextual freedom in human infant vocalization and the evolution of language. *Evol. Perspect. Hum. Dev.* 2, 135-165.

- 7. Griebel U, Oller DK. 2008 Evolutionary forces favoring contextual flexibility. *Evol. Commun.*, 9-40.
- 8. Oller DK, Buder EH, Ramsdell HL, Warlaumont AS, Chorna L, Bakeman R. 2013 Functional flexibility of infant vocalization and the emergence of language. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 6318-6323.
- 9. Oller DK, Griebel U, editors. 2008 *Evolution of Communicative Flexibility: Complexity, Creativity, and Adaptability in Human and Animal Communication*. MIT Press.
- 10. Clay Z, Archbold J, Zuberbühler K. 2015 Functional flexibility in wild bonobo vocal behaviour. *PeerJ* 3, e1124.
- 11. Bard K. 2008 Development of emotional expression in chimpanzee and human infants. *Psychol. Bull. Novosib. State Univ. Russ.* 2, 98-105.
- 12. Kojima S. 2001 Early vocal development in a chimpanzee infant. In *Primate origins of human cognition and behavior*, pp. 190-196. Springer.
- 13. Tomonaga M, Tanaka M, Matsuzawa T, Myowa-Yamakoshi M, Kosugi D, Mizuno Y, Okamoto S, Yamaguchi MK, Bard KA. 2004 Development of social cognition in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*): Face recognition, smiling, gaze, and the lack of triadic interactions. *Jpn. Psychol. Res.* 46, 227-235.
- 14. Laporte MNC, Zuberbühler K. 2011 The development of a greeting signal in wild chimpanzees. *Dev. Sci.* 14, 1220-1234.
- 15. Schel AM, Machanda Z, Townsend SW, Zuberbühler K, Slocombe KE. 2013 Chimpanzee food calls are directed at specific individuals. *Anim. Behav.* 86, 955-965.
- 16. Plooij FX. 1984 The behavioral development of free-living chimpanzee babies and infants. *Monogr. Infancy*
- 17. Levréro F, Mathevon N. 2013 Vocal signature in wild infant chimpanzees. *Am. J. Primatol.* 75, 324-332.
- 18. Gilbert HR, Robb MP. 1996 Vocal fundamental frequency characteristics of infant hunger cries: birth to 12 months. *Int. J. Pediatr. Otorhinolaryngol.* 34, 237-243.
- 19. Christensson K, Cabrera T, Christensson E, Uvnäs-Moberg K, Winberg J. 1995 Separation distress call in the human neonate in the absence of maternal body contact. *Acta Paediatr.* 84, 468-473.
- 20. Fuller BF. 1991 Acoustic discrimination of three types of infant cries. *Nurs. Res.* 40, 156-160.
- 21. Müller E, Hollien H, Murry T. 1974 Perceptual responses to infant crying: identification of cry types. *J. Child Lang.* 1, 89-95.
- 22. Zeskind PS, Sale J, Maio ML, Huntington L, Weiseman JR. 1985 Adult perceptions of pain and hunger cries: A synchrony of arousal. *Child Dev.*, 549-554.
- 23. Protopapas A, Eimas PD. 1997 Perceptual differences in infant cries revealed by modifications of acoustic features. *J. Acoust. Soc. Am.* 102, 3723-3734. (doi:10.1121/1.420403)
- 24. Hammerschmidt K, Fischer J. 2008 Constraints in Primate Vocal Production. In *Evolution of Communicative Flexibility* (eds DK Oller, U Griebel), pp. 92-119. MIT Press.
- 25. Lingle S, Wyman MT, Kotrba R, Teichroeb LJ, Romanow CA. 2012 What makes a cry a cry? A review of infant distress vocalizations. *Curr. Zool.* 58, 698-726.
- 26. Sperber D & Wilson D. 1986 *Relevance: Communication and cognition*. Harvard University Press.
- 27. Crockford C, Wittig RM, Mundry R, Zuberbühler K. 2012 Wild Chimpanzees Inform Ignorant Group Members of Danger. *Curr. Biol.* 22, 142-146.
- 28. Schel AM, Townsend SW, Machanda Z, Zuberbühler K, Slocombe KE. 2013 Chimpanzee Alarm Call Production Meets Key Criteria for Intentionality. *PLoS ONE* 8, e76674.

Introduction

New investigators of the behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes*) will undoubtedly immerse themselves in the works of Jane Goodall and in her book *The Chimpanzees of Gombe* [1]. Thirty years after its publication, this book still represents an indispensable work for the researchers of the behavior of great apes. Jane Goodall was one of the pioneers in investigating the behavior of wild chimpanzees. In this book, she is also among the first to try to gather the variety of vocal behaviors produced by chimpanzees into a

comprehensive vocal repertoire. Establishing a repertoire does not merely consist of singling out the vocal units (a project which is especially difficult in chimpanzees, given the graded nature of their vocal behavior [2]). It also consists of attributing semantics to those various calls, i.e., a set of circumstances where the utterance of a given call is appropriate. Jane Goodall's solution to establish the semantics of chimpanzee vocal behavior is to produce a typology of vocalizations based on the emotional states that supposedly accompany vocal production. This theoretical option is based on the idea that chimpanzee vocal production is "affectively biased". Jane Goodall even notes that "chimpanzee vocalizations are closely bound to emotion. The production of a sound in the absence of the appropriate emotional state seems to be an almost impossible task for a chimpanzee" [1] (p. 125). Following this approach (matching vocalizations with a corresponding emotional state), Jane Goodall distinguishes between around thirty calls that her field assistants and herself are capable of telling apart by ear. These different vocalizations are produced under the influence of a variety of positive and negative emotions: fear, puzzlement, annoyance, social apprehension, social fear, anger, rage, distress, sexual excitement, body contact enjoyment, food enjoyment, social excitement and sociability feelings. It could be said that "positive" emotions motivate the animal to continue an ongoing interaction, while "negative" emotions motivate the organism to withdraw from the interaction. In any case, the appropriate emotional state is supposed to be necessary for vocal production. Non-human animal vocalizations, in other words, are signals specific to certain emotional circumstances and linked to motivational states experienced by the vocalization emitter. This "emotionally biased" character of chimpanzee vocal behavior (and of non-human primate vocal behavior in general) is a more widely supported view in the literature (see [3,4]) and actually concerns non-human primate vocal behavior broadly speaking.

The idea that emotion is crucial (and perhaps even necessary) to animal vocal production in general, and chimpanzee in particular, is the central idea of the studies that were conducted during this Fyssen Fellowship.

In the first study, we observed the vocal behavior of young chimpanzees to determine if all

vocal productions are emotionally biased. We have found that grunts, omnipresent in the chimpanzee repertoire, are an extremely flexible vocal unit produced in a variety of emotional contexts in chimpanzee infants, suggesting some functional flexibility in their repertoire. In the second step, we analyzed a highly emotionally biased vocal behavior, the whimpers or distress cries, and their potential flexible use. Finally, in a third study, we sought to evaluate the motivational mechanisms underlying chimpanzee alert vocal behavior using an original protocol. Our preliminary results suggest that vocalizations emitted in alert contexts can be produced even after habituation to the stimulus, suggesting that they are only partially produced under the influence of the corresponding affect. The studies mentioned in this article were conducted between February and June 2014, December 2014, March and June 2015 and May 2016 with the wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Sonso community in the Budongo forest, Uganda [5].

Study 1: Early vocal behavior in chimpanzees and the evolution of functionally flexible vocal structures

In the first study, we attempted to analyze the extent to which chimpanzee vocalization production is emotionally biased. As we have seen above, primate vocalizations are largely characterized as closely linked to very specific contexts and produced under the influence of a very specific affective experience [6]. Non-human primate vocal behavior would thus differ from the vocal behavior of human primates [7]. Indeed, the human vocal system is capable of producing a variety of expressions, which are often learned and expressed under various emotional states, with a non-exclusive correspondence between signals and functions. This corresponds to a capacity for "vocal functional flexibility". Vocal functional flexibility, or "the ability to produce sounds that are free of any predetermined function" [8] is considered to be a fundamental characteristic of human language and a prerequisite for the learning of a variety of culturally specific expressions. Functional vocal flexibility emerges in the decoupling of signals and functions of certain sounds produced by young children [8,9]. In addition to the production of signals specific to the species (e. g., crying and laughter) and with a characteristic function (to complain or to exult),

human children aged 3 to 4 months-old produce non-vegetative sounds (called “squeals”, “vocants” and “growls”) that can each occur under various affective states. These data suggest that there are indeed sounds in the human vocal repertoire that, unlike species-specific vocalizations, are not related to a specific emotion.

However, there are reasons to believe that the vocal systems of other primate species, especially the great apes, exhibit functional vocal flexibility. A recent analysis of the vocal behavior of the bonobo (*Pan paniscus*) revealed that bonobos produce “peeps” that are acoustically indistinct in positive and neutral contexts, suggesting the presence of a certain functional vocal flexibility in a non-human primate [10]. In addition, peeps are also produced under a negative emotional state, when the subjects are aggressed or when they discover a threat. These negative peeps, though they have higher fundamental frequency than the others and are relatively shorter than the positive peeps, seem to be acoustically close to those produced in other emotional contexts. This suggests that functional vocal flexibility already existed in the common ancestor of Pan and Homo. In the first project, we therefore wanted to determine whether chimpanzees can produce sounds that are not affectively-biased and that can express positive, neutral and negative states on different occasions.

Following the methodology of Oller and colleagues [8], we observed all infants aged 0-12 months present in the community of Sonso, Budongo Forest in Uganda, in 2014 and 2015. Chimpanzees are able to produce vocal signals in the first few days of life [11] and are socially responsive in the first few weeks of life [12,13]. We focused on 7 individuals, from whom we recorded more than 2000 vocalizations. A thousand of them were selected for a detailed contextual analysis, of which we were particularly interested in the production of grunts (more than 80% of the sample). The production of grunts appears to be highly flexible during development; subsequently they are selectively and appropriately produced, such as when chimpanzees encounter hierarchically superior individuals [14] or when foraging [15]. Grunts are also produced from the first weeks of life [12,16]. Three main types of *grunts* can be distinguished: *uh-grunts* are short, tonal and perceived as

vowels such as {u}, {o} or {a} by humans; *staccato-grunts* consist of a short series of *uh-grunts*. These first two types of grunts are produced when infants encounter a new object in their environment or approach a congener. Finally, the third type of grunt is the most common: it is called an “*effort grunt*” and is hardly hearable. These are essentially produced when the child moves, hence the term “*effort*” grunts [16]. According to Plooij and Laporte, *effort grunts* consist of a simple release of air due to muscular effort. In this sense, they would have little communicative value and might even be vegetative sounds. Yet, as Plooij himself notes, this type of grunt can occur during a complete absence of movement. We decided to analyze these sounds altogether, instead of deciding *a priori* that they are functionally and acoustically distinct: as we mentioned earlier, the vocal repertoire of chimpanzees is largely graded. This is also true for the grunt, of which *uh-grunts* and *effort grunts* may be graded versions.

For each vocal event, we coded the behavior of the infant and the mother. The vocalization was coded as reflecting a positive emotional state if the infant was playing and relaxed, being groomed or embraced by a congener, feeding from the mother’s breast (and less often eating solid food) and approaching a congener to greet it. The vocal event was considered neutral if the infant produced the sound by moving, resting (absence or near absence of movement), manipulating an object without playing with it, and greeting a congener without approaching. Finally, the context of vocalization was considered negative if the infant did not manage to receive breastfeeding or was begging for food without receiving it, was getting into contact with the mother or hiding in her arms, or was trying to escape from an uncomfortable situation (an overly abrupt movement of the mother when the child was being carried, or tough play with a congener). As shown in **Figure 1**, grunts are produced in a variety of emotional contexts. They seemed to be widely present in negative contexts in younger individuals. In fact, between 0 and 2 months, almost all are produced by the infant when in an uncomfortable position or when trying to reach the mothers’ breast. Later, they occur in positive contexts (grooming, playing) and neutral contexts (with or without movement). On the other hand, some other vocalizations (like

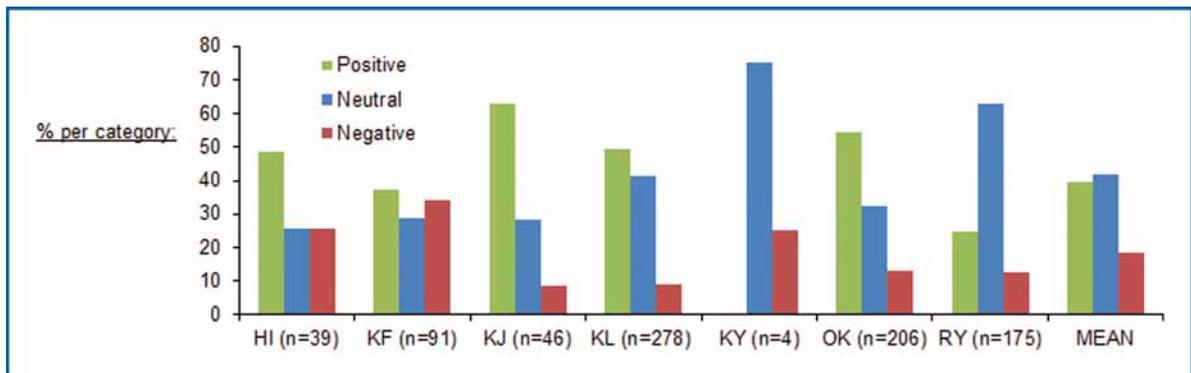


Figure 1. Grunt classification per individual and per emotional category (% per category).

whimpers – see study 2) are almost exclusively produced in negative contexts.

After showing that they were present in a variety of emotional contexts, the next step was to test whether these positive, neutral and negative grunts were in fact acoustically indistinct. We randomly selected 240 grunts (80 per emotion category) that we extracted. Preliminary results obtained with dynamic time warping (DTW) analysis followed by clustering of the different sounds showed that the grunts appear to be distributed acoustically over the 3 emotion categories, suggesting that the grunt represents a functionally flexible vocal unit, i.e. a sound that does not have a predetermined function. It would now appear relevant to investigate whether those sounds become affectively-biased in adult chimpanzees.

Study 2: Distress calls in chimpanzees: flexibility in the production of an affectively-biased vocalization

In a second study, we took advantage of other types of vocalization produced by young children, which we had collected at the same time, and which I mentioned earlier: whimpers or distress cries. These sounds are common during mother-child interactions and are the chimpanzees' distress calls *par excellence*.

During the perinatal period, when children spend a large part of their time in contact with their mother, whimpers occur when ventral contact is broken and/or when the infant is unable to access the mother's breast, even if, as we have seen, grunts are sometimes also produced in this context. Later, the loss of contact with the mother (when the mother is no longer in

sight), a social threat (particularly situations of aggression between congeners) and physical pain (when a play session with an older individual becomes too aggressive) are the most common causes. In an earlier longitudinal study, it was found useful to distinguish between whimper-hoos (which rarely occur in series, are soft and of low frequency), whimpers (series of whimper-hoos whose fundamental frequency becomes progressively higher during the sequence) and crying, which resembles adult screams and is marked by rapid fluctuations in frequency [16]. **Figure 3** shows a sequence ranging from whimpers to the beginning of crying, with crying being even more visible in **Figure 4**. This acoustic variability in the distress vocalizations of young chimpanzees allows them to attract the attention

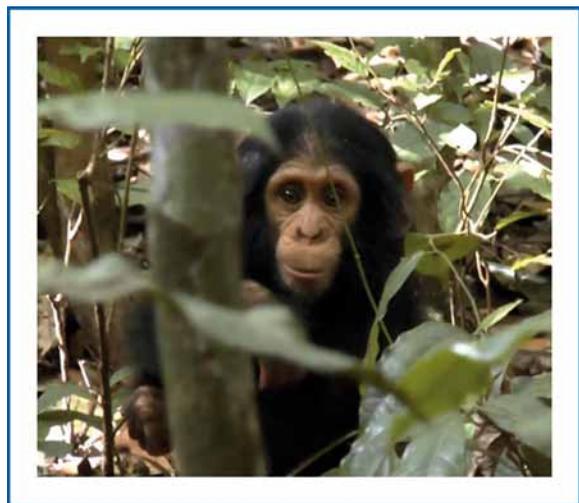


Figure 2. Kaija, one of the infant I observed. Photo by Guillaume Dezecache.

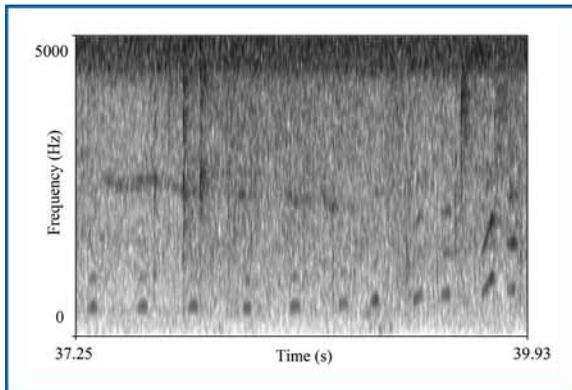


Figure 3. Time-frequency spectrogram of whimpers finishing into a cry. This sequence was uttered by infant Kaija after losing contact with Kwera, the mother. Upward shift of frequency throughout the sequence can clearly be seen.

of their mothers for a variety of needs. Since whimpers can reveal the identity of their transmitter [17], their production can allow the mother to react very quickly. Our goal in this study was to better understand the functional and acoustic variability and examine its potential flexibility.

In humans, at least three causes of distress cries have been described: after birth, human children make cries when they are hungry [18], when separated from their mothers [19] and when feeling pain [20]. While acoustic differences have been found between different types of distress vocalizations produced in different contexts (see [21]), it is generally accepted that distress vocalizations are part of a graded

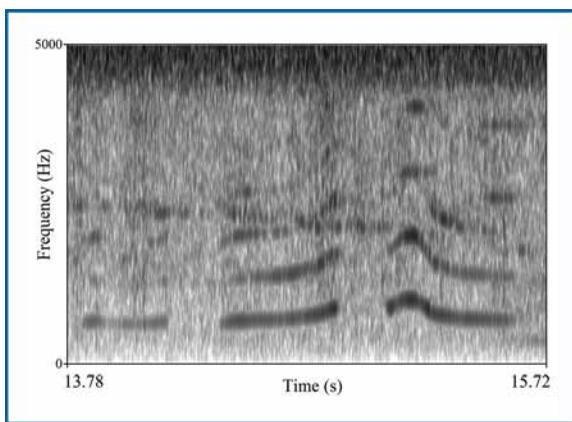


Figure 4. Time-frequency spectrogram of a series of cries by Kaija after losing contact with its mother Kwera.

system [22], with the fundamental frequency playing an important role in transmitting different levels of urgency [23,24]. Similar conclusions were drawn for distress calls in non-human animals. In a review of the literature, Lingle and colleagues [25] noted that the two main types of calls produced by young animals in distress (i.e., isolation and capture calls) in fact lay on a continuum.

To examine what factors could explain the acoustic richness of young chimpanzee distress calls, we analyzed 271 distress call series collected from 8 infant chimpanzees during spontaneous interactions with their mother. For each sequence, we coded the cause of vocalization and categorized them according to the urgency of the situation from the observer's point of view: situations presenting a threatening element (such as a potential predator) or being painful (such as tough play) were of maximum urgency. Separation between mother and infant was considered of intermediate emergency, because the mother usually is very attentive to the infant and would not admit a distance that could endanger the infant. Finally, certain sequences of distress call were produced without any apparent reason and therefore reflected minimal urgency. The presence of other contextual elements was also noted whenever possible: we thus coded the distance between mother and infant at the onset of distress vocal sequences. We also analyzed the behavior of the mother during the vocal sequence: if the mother looked at the infant, if the mother approached the infant, if the mother collected the infant and if the mother vocalized in response to the infant distress calls.

The acoustic analysis was, as for study 1, carried out with speech analysis techniques. Here we will present data with parameters that have been extracted manually. These include the peak of the fundamental frequency at the midpoint during the first vocalization of the sequence (the fundamental frequency can increase with the adversity of the situation), as well as the calling rate (number of vocalization divided by the total duration of the vocalization sequence, in seconds). As can be seen in **Figure 5**, the peak fundamental frequency of the first vocalization of a distress call sequence increased with the urgency of the situation, with a clear difference between the minimal (min) and the intermediate

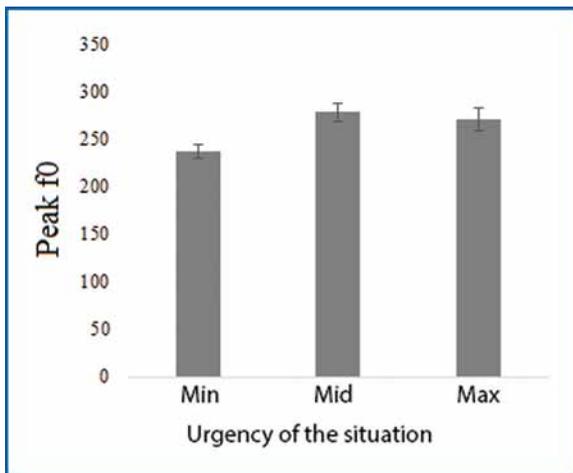


Figure 5. Fundamental frequency (the peak of the fundamental frequency at the midpoint of the first call) in function of the urgency of the situation. Error bars represent SEM.

(mid) and maximum (max) urgency levels. The temporal frequency of the cries was also seen to be higher in maximal (max) urgency situations. Surprisingly, intermediate (mid) emergencies were marked by a lower call rate than situations of minimal (min) urgency.

How do these different acoustic parameters affect the mother? Our results indicate that mothers approach the most in situations of intermediate and maximum urgency, and that mothers collect the infant more in maximal emergencies than in other situations. Ongoing analyses seem to show that the mother's reaction can be predicted by the acoustics of the call alone. That said, many other signals (e. g., environmental indicators, facial and gestural expressions of the infant) play an important role in the mother's decision to intervene or not. Our results nonetheless suggest that young chimpanzees modulate their vocalizations of distress according to the level of urgency.

Study 3: The role of emotion in the production of alarm calls

An important step in the evolution of human communicative capacity is the emergence of the ability to produce signals that are sensitive to the knowledge states of others and that are selectively adjusted to actively modify them. These are signals that are not simply dependent on the emotional and epistemic experience of the person who

produces them, but are precisely emitted to provide important information to others, beyond the emotional and motivational experience of the emitter. In humans, this capacity is reflected in the modulation of signal generation to maximize their relevance to the receiver [26]. The question of the phylogenetic distribution of this capacity is contested. In chimpanzees, recent studies have shown that the mechanisms underlying vocal alarm behavior are sensitive to the presence of congeners, group composition and conspecifics' epistemic states [27,28]. These studies suggest that chimpanzees adapt their communicative behavior to the informational needs of others. Does this mean that chimpanzees are motivated to provide information to others? This issue requires an analysis of the very mechanisms of chimpanzee vocal production, particularly in emotionally charged contexts, such as in alarming or dangerous situations. A first step to unveil the mechanisms at work in the production of alert calls would be to isolate the contribution of the emotional self-preservation processes, that is, the animal's own emotional response to a threatening object. Indeed, if there is a motivation to communicate information to others in chimpanzees, they should maintain their communicative behavior even after being exposed and accustomed to a threatening object, provided they still consider it to be of interest to their fellow chimpanzees. Humans undoubtedly show such a communicative motivation: if Mary walks by a brand-new store that she knows to be of interest to John, she will communicate to John the presence of the store during a later visit in his company. In a primate ecology, a similar situation could be the discovery of a new fruit tree by a solitary animal, and the subsequent visit of that same individual with congeners, provided the individual who discovers the object and its congeners share a common interest in the object.

In this study, nine chimpanzee males were initially exposed to a spider model (a species not present in the Budongo forest in Uganda but still an object for which chimpanzees showed apprehension) alone. They were then presented with the same object either alone (Non-Social Group) or in the company of other individuals from their community (Social Group). If chimpanzee vocal production is marked by a motivation to communicate something to others beyond simple individual excitement, we predicted that

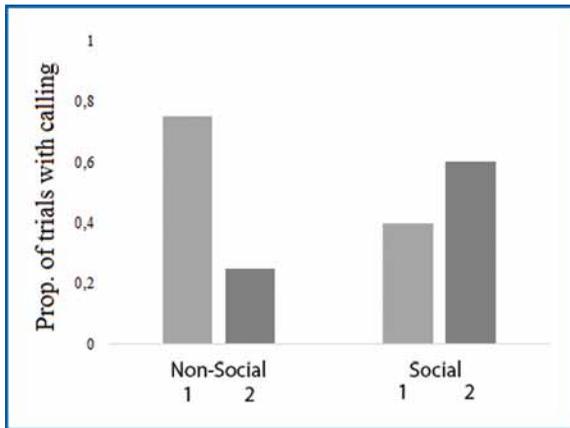


Figure 6. Proportion of trials (/1) containing a vocalization contingent to the detection of the spider model in the Social Group (Social) and in the Non-Social Group (Non-Social).

communicative behavior should be maintained more between the two presentations in individuals in the Social Group than in the Non-Social Group. When inspecting the vocal behavior produced during the first minute after detection of the spider (Figure 6), we saw that vocal behavior seemed more frequently maintained and even increased in the Social Group during the second exposure. In fact, only one of the four individuals in the Non-Social Group produced vocalization during the second exhibition, compared to 3 of the 5 individuals in the Social Group. However, this is not statistically significant, potentially for reasons of sample size. We intend to increase the sample size to reach at least six individuals in each group, which would consist of testing all adult males in the community. If they turn out to show the same pattern, these results would indicate that at equal experience with a threatening object, an individual exposed with congeners maintains his or her communicative behavior, thus suggesting that alert vocalization is not dependent only on the emotion of apprehension or surprise felt by the individual.

General discussion and perspectives

The work carried out during this fellowship was part of the general discussion on the role of emotion in non-human animal vocalization, and chimpanzees in particular. Assuming that chimpanzee vocalizations are emotionally biased

and produced under the influence of emotion, our observations suggest that at least one vocalization (the grunt) occurs in various emotional contexts in infant chimpanzees. This vocalization co-exists with other vocal behaviors, which clearly are emotionally biased (whimpers or distress calls) but nonetheless acoustically and functionally rich. Finally, preliminary data from a final study points to a tenuous but not “necessary” link between vocal production and individual emotional experience in chimpanzees, showing individuals maintaining their vocalization of alert in a social situation even though they were previously exposed to the threatening object alone. These data suggest that emotion and vocal production are linked in a complex way in chimpanzees.

Nota bene

The work presented in this article is being prepared for publication in international peer-reviewed journals and/or is currently receiving additional data. Some of the analyses presented here are therefore preliminary and may give rise

“These data suggest that emotion and vocal production are linked in a complex way in chimpanzees.”

to more complete or different interpretations in their published version. The author invites interested readers

to contact him by email (guillaume.dezecache@gmail.com) for further information.

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for its financial support, Pr. Klaus Zuberbühler, Dr. Marina Davila-Ross and Dr. Christoph D. Dahl for intellectual and technical support, and Pr. Josep Call for discussions. Studies conducted during this Fyssen fellowship have received permission from the Ugandan Wildlife Association (UWA; UWA/TDO/33/02) and the Ugandan National Council for Science and Technology (UNCST; NS 475). In the field, I received invaluable assistance from Geoffrey Muhanguzi, Zephyr Kiwede and Caroline Asiimwe. In Uganda, Sam Adué and Monday Mbotella allowed me to navigate through the forest and be accepted by the chimpanzees. I am also grateful to the Royal Zoological Society of Scotland for their funding of the Budongo Conservation Field Station. Finally, I would like to thank Philippe Schlenker, Emmanuel Chemla, the ERC and the SNF for allowing me to return to the field.

Comment expliquer le « cycle de la violence » : étude de l'impact des conditions de développement sur le comportement chez un oiseau sauvage

Jacquelyn GRACE

*Previous position : Postdoctoral fellow, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé
(CNRS - Université de La Rochelle)*

*Current position : Assistant professor, Department of Wildlife and Fisheries Sciences,
Texas A&M University, USA*

Résumé

Bien que les effets négatifs d'une maltraitance précoce sur les comportements agressifs exprimés à l'âge adulte aient été très bien documentés chez l'homme, les primates, et les oiseaux sauvages, les mécanismes physiologiques impliqués dans ce phénomène restent obscurs. Dans cette étude, nous avons manipulé les niveaux d'hormones de stress chez des poussins de moineaux domestiques (*Passer domesticus*) afin de tester si des changements hormonaux lors du développement pouvaient affecter l'expression de certains comportements (agression, comportement de fuite, anxiété), et la physiologie des individus (hormones de stress, immunité) une fois qu'ils avaient atteints l'âge adulte. Nos résultats ont soutenu partiellement cette hypothèse puisque l'exposition post-natale aux hormones de stress était associée à une modification à long terme de la réponse physiologique et comportementale au stress (diminution des hormones de stress, réduction des comportements d'anxiété et altération des comportements de fuite). De plus, cette manipulation hormonale a également induit une réduction de la vitesse de croissance et une mortalité plus importante une fois l'âge adulte atteint.

Mots-clés

Stress post-natal, moineau domestique, maltraitance, anxiété, survie, croissance, néophobie

Explaining the cycle of violence: the impact of stressful developmental conditions on behavior and physiology in a wild bird

Abstract

Although long-term effects of childhood maltreatment, including later aggressive behavior, is well documented in humans, non-human primates, and some wild birds, we still know little regarding mechanisms, hindering our ability to treat victims of childhood violence. We manipulate stress hormone levels in nestling house sparrows (*Passer domesticus*) to test whether stress hormone surges, without social stimulus, are sufficient to induce long-term changes in behavior (e.g., aggression, antipredator behavior, anxiety), and physiology (e.g., stress hormones, immune response) throughout life until adulthood. We find support for that hypothesis. Early-life stress results in long-term dampening of the hormonal stress response, decreased anxiety behavior, and poor antipredator behavior. Moreover, individuals are able to compensate for poor growth due to early-life stress, but that compensation comes at a cost to longevity.

Keywords

Early-life stress, house sparrow, maltreatment, anxiety, survival, growth, neophobia

Chez l'Homme et les animaux, l'exposition au stress lors du développement peut avoir des conséquences à long terme sur la physiologie, le comportement, la cognition et les performances (1-5). Cependant, la persistance, la sévérité, et les conséquences de ces effets à long terme pour les animaux sauvages restent sujet à débat (2). Chez l'Homme, l'un des stress les plus communs lors du développement est la maltraitance. Malgré le fait que ce phénomène ait été largement étudié et documenté (6, 7), les mécanismes qui induisent des effets à long terme de la maltraitance (agression, anxiété, diminution de cognition, altération de la physiologie du stress) restent peu étudiés (8). Ce manque de connaissance de ces mécanismes physiologiques rend extrêmement difficile la tâche de trouver des traitements efficaces pour lutter contre les conséquences comportementales à long terme de la maltraitance.

Trois hypothèses existent pour expliquer les changements physiologiques et comportementaux associés avec le cycle de la violence : (1) la maltraitance induit des modifications à long terme des systèmes neuroendocrinologiques (9-11) ; (2) les organismes en développement répètent ces comportements de maltraitance par mimétisme et apprentissage (6) ; et (3) le comportement de maltraitance est un trait héritable génétiquement (12-15). Chez l'Homme, il est

souvent impossible de discerner la part relative de ces trois hypothèses tandis que des modèles « animaux » appropriés permettent des manipulations expérimentales qui permettent de tester ces différentes hypothèses (16). Dans cette étude, nous avons manipulé les niveaux d'hormones de stress lors du développement chez le moineau domestique (*Passer domesticus*, **Figure 1**). Ainsi, nous avons testé expérimentalement l'hypothèse

« Dans cette étude, nous avons manipulé les niveaux d'hormones de stress chez des poussins de moineaux domestiques afin de tester si des changements hormonaux lors du développement pouvaient affecter l'expression de certains comportements, et la physiologie des individus une fois qu'ils avaient atteints l'âge adulte. »

selon laquelle des changements neuroendocriniens durant le développement pouvaient être suffisants pour induire des changements physiologiques et comportementaux à long terme.

Les moineaux domestiques étudiés font partie d'une population sauvage au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé en France (46°09"N, 0°24"W), (17). Tous les poussins étaient équipés d'une bague en plastique coloré pour faci-

liter l'identification individuelle de chaque poussin. Nous avons manipulé les niveaux d'hormones de stress lors du développement en augmentant les niveaux circulants de corticostérone (CORT, l'hormone de stress principale chez les oiseaux). La corticostérone a été délivrée de manière non invasive aux poussins en les nourrissant à 4 reprises (1 à 2 fois par jour) avec des vers injectés avec de la CORT dissoute dans un solvant. (**Figure 2**) (18-21). Les poussins



Figure 1 : Poussin de moineau domestique (âge : 7 jours) et femelle adulte.

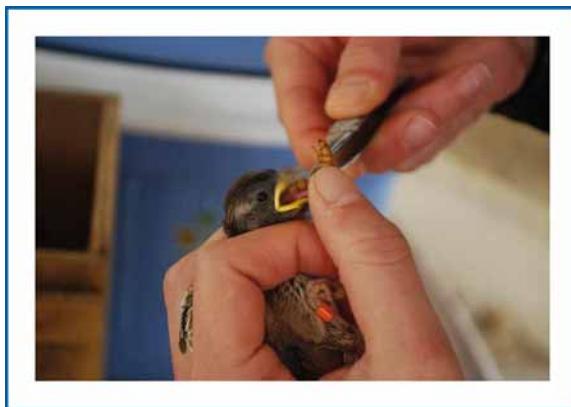


Figure 2 : Moineau domestique alimenté par un expérimentateur d'un ver injecté avec CORT.

« témoins » ont été nourris à la même fréquence avec des vers préalablement injectés avec le même solvant, mais sans corticostérone. Dans chaque nichée, la moitié des poussins était assignée au traitement expérimental tandis que la deuxième moitié était assignée au groupe témoin.

Pour éviter une mortalité juvénile importante (comme c'est le cas en milieu naturel), nous avons transféré tous les oiseaux en captivité au moment de leur envol du nid. Nous avons mesuré et pesé à intervalle précis tous les oiseaux pendant 180 jours (jusqu'à l'âge adulte). Nous avons également effectué des tests expérimentaux et des prélèvements sanguins pour évaluer les paramètres physiologiques et comportementaux au stade poussin, juvénile et adulte. Tous ces tests ont été effectués afin d'évaluer les effets à long terme d'un stress précoce sur la réponse hormonale au stress, la santé physiologique, et le comportement en cas de stress (ex : simulation de risque de prédation, présence d'un nouvel objet intrigant). Nous avons analysé les données à l'aide du principe de parcimonie fondé sur le critère d'information d'Akaike afin de sélectionner les meilleurs modèles (22).

Effet du traitement à la corticostérone

Notre technique expérimentale a permis d'augmenter les niveaux de corticostérone des poussins 10 minutes après l'ingestion. Les niveaux de corticostérone sont restés élevés pendant une durée minimum de 40 minutes. (Figure 3).

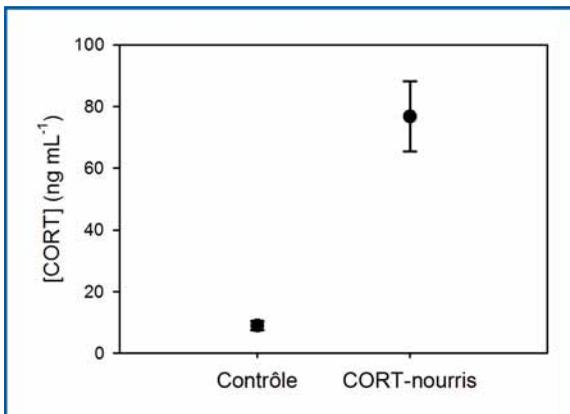


Figure 3 : Niveaux de corticostérone circulante mesurés 8 jours après l'éclosion et 10 minutes à la suite de l'ingestion d'un ver traité à la corticostérone.

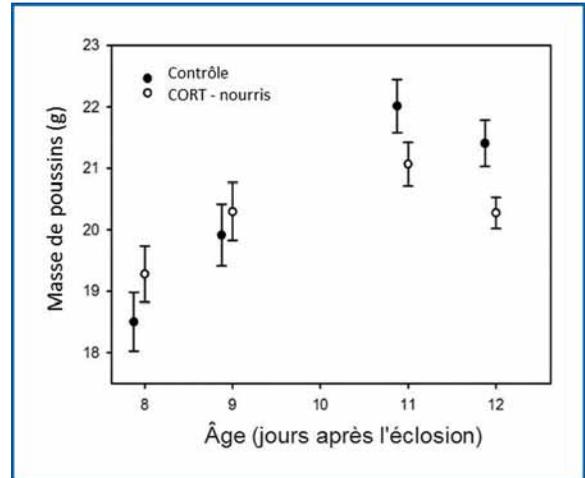


Figure 4 : Masse des poussins en fonction de leur âge et de leur traitement. Le traitement expérimental n'a pas eu d'effet jusqu'à l'âge de 11 jours (le 4^e jour de traitement).

Effet du stress précoce sur la croissance

Le traitement expérimental a diminué la masse des poussins au bout du 4^e jour de traitement (lorsque les poussins étaient âgés de 11 jours) (Figure 4). Il n'y a pas eu d'effet de ce stress précoce sur la taille corporelle des poussins, juvéniles et adultes. Nous avons par contre trouvé un effet important de ce traitement (stress précoce) sur la condition des individus (masse corrigée par la taille). La condition des poussins traités à la corticostérone était inférieure à celles des poussins témoins. (Figure 5), mais cet effet délétère s'est estompé avec l'âge (stade juvénile, puis adulte). Ce résultat suggère que les animaux sauvages peuvent être relativement résilients aux effets délétères d'un stress précoce (2). Nos résultats sont également concordants avec la prédiction que les animaux sont capables de compenser (au moins sur le long terme) l'effet délétère du stress précoce (23).

Effets à long terme d'un stress précoce sur la réponse hormonale au stress

Le traitement expérimental a eu pour conséquence de diminuer les niveaux circulants de corticostérone des individus pendant l'ensemble de leur vie (stade poussin, juvénile et adulte Figure 6). De plus, ce traitement a également diminué la sensibilité hormonale au stress des poussins, bien que cet effet ait disparu au stade

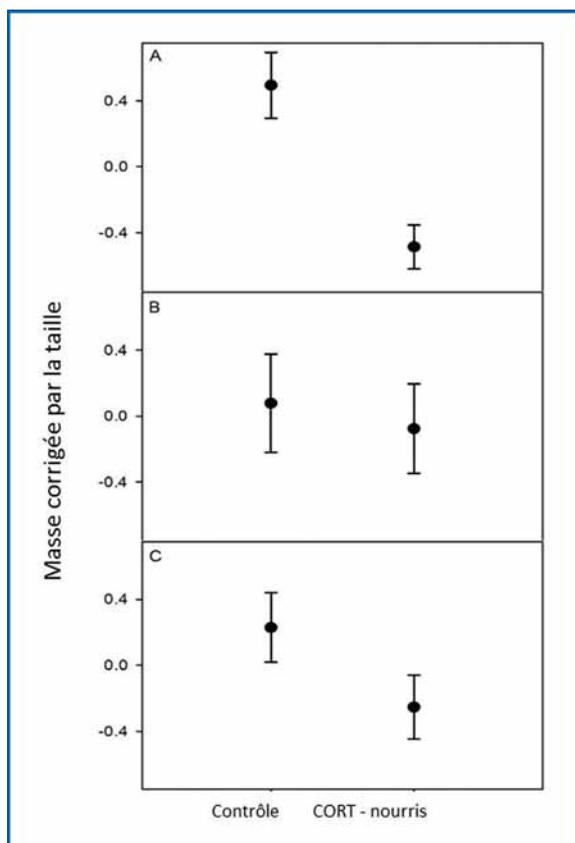


Figure 5 : Masse corrigée en fonction de la taille par groupe de traitement aux stades de vie des oisillons (A), des juvéniles (B) et des adultes (C).

juvénile avant de réapparaître de manière modérée au stade adulte (Figure 7).

Effet à long terme d'un stress précoce sur des marqueurs de santé

Le traitement expérimental n'a pas eu d'effet sur les différentes mesures de santé des poussins, juvéniles et adultes. Les individus nourris avec de la corticostérone étaient statistiquement similaires aux individus témoins en ce qui concerne leur hématokrite (une mesure de capacité de transport de l'oxygène). Il n'y avait également aucune différence entre les deux groupes en termes de réponse immunitaire et de mémoire immunitaire (Cellules T du système immunitaire). Ces résultats peuvent apparaître surprenants car la corticostérone est bien connue pour son action immuno-déprimante (24). Cependant, cet effet immuno-déprimant semble dépendre d'une grande variété de facteurs, tels

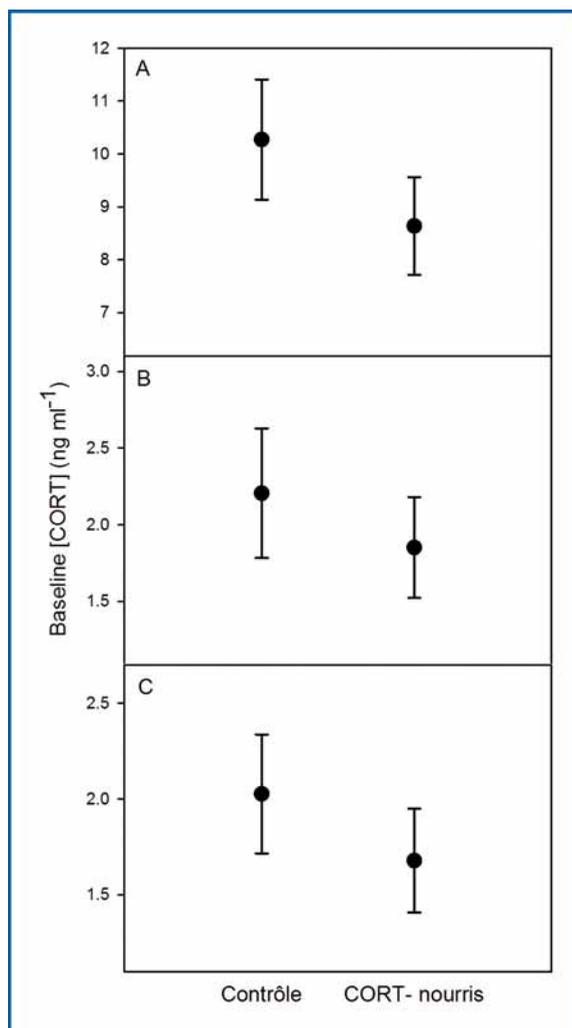


Figure 6 : Effet d'un stress précoce sur les concentrations hormonales de corticostérone au stade poussin (A) juvénile (B) et adulte (C).

que la condition corporelle (25), et d'autres mécanismes hormonaux (26). Nos données suggèrent que l'effet immuno-déprimant d'un stress précoce pourrait être uniquement visible sur le très court terme et pourrait être compensé sur le long terme.

Effet à long terme d'un stress précoce sur les comportements anxio-lytiques

Les juvéniles qui avaient reçu un traitement à la corticostérone au stade poussin apparaissent comme étant moins néophobiques que les individus témoins (i.e., qu'ils ont une plus grande probabilité de s'approcher d'un objet totalement

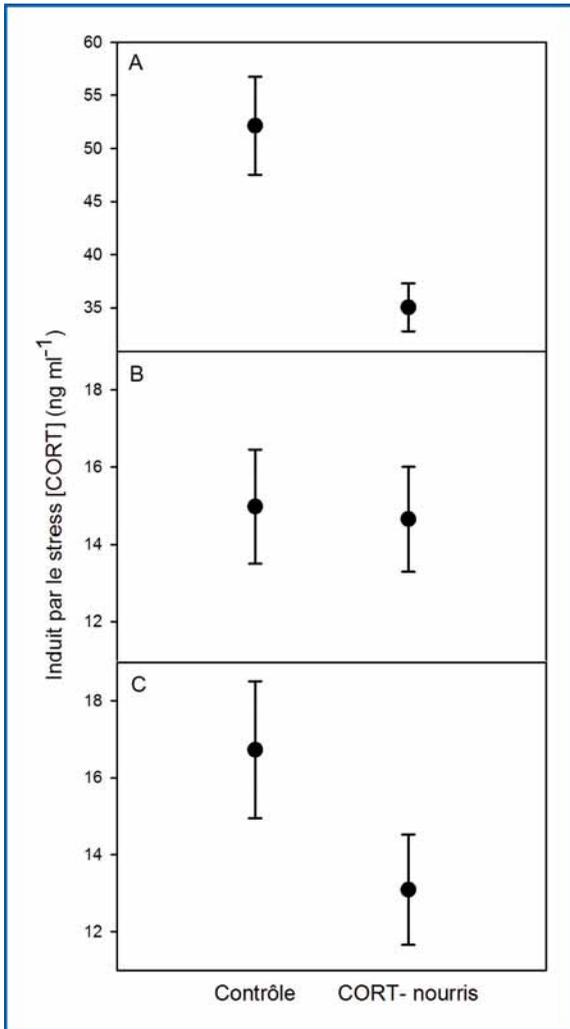


Figure 7 : Effet d'un stress précoce sur les concentrations hormonales de corticostérone induites par un stress au stade poussin (A), juvénile (B) et adulte (C).

nouveau). Ce résultat est concordant avec l'idée d'une plus faible anxiété chez les individus assujettis à un stress précoce. Nous n'avons par contre détecté aucun effet du traitement sur la néophobie au stade adulte (**Figure 8**), ce qui suggère qu'un stress précoce pourrait retarder la mise en place de comportement néophobique. A l'âge adulte, tous les individus étaient très néophobiques, mais les individus expérimentaux étaient moins néophobiques que les individus témoins au stade juvénile. Un retard dans la mise en place de comportements néophobiques pourrait bénéficier aux individus expérimentaux

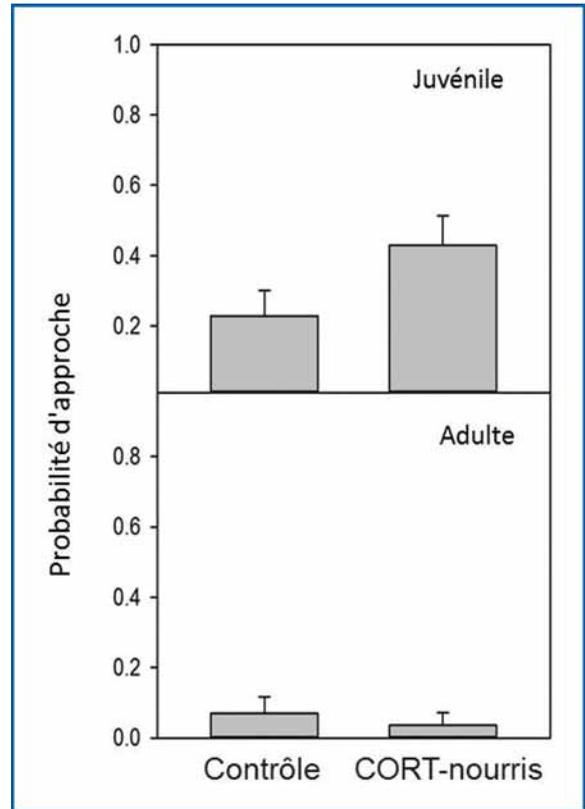


Figure 8 : Effet du traitement sur la probabilité d'approcher un objet nouveau (i.e., néophobie) pour les juvéniles et les adultes. Les barres sont des moyennes, les barres d'erreur sont des erreurs standard.

(qui ont été confrontés à un stress précoce), particulièrement si un stress précoce était signe d'un environnement contraignant où la nourriture est peu abondante. Une curiosité juvénile plus longue pourrait promouvoir la recherche de nourriture et éviter un risque de famine, et donc de mortalité, chez les individus confrontés à une disponibilité alimentaire faible.

Effets à long terme d'un stress précoce sur le comportement antiprédateur

Nous n'avons trouvé aucun effet du traitement expérimental (stress précoce) sur le comportement anti-prédateur des juvéniles. Cependant, les individus expérimentaux étaient moins performants pour échapper à un prédateur une fois l'âge adulte atteint (**Figure 9**). Ces résultats fournissent une preuve relativement unique du fait qu'un stress précoce peut avoir des effets

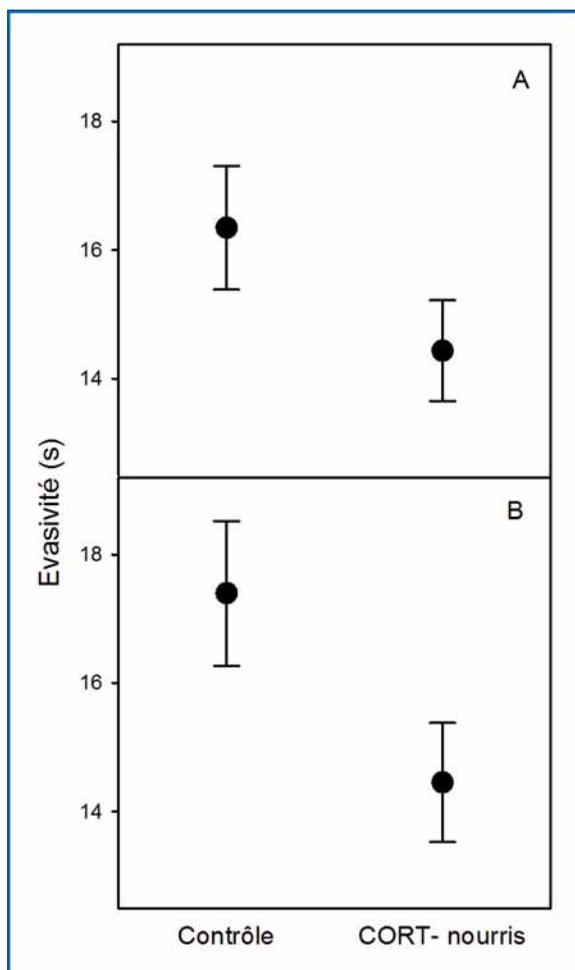


Figure 9 : Effet du traitement sur l'évasivité (A) juvénile et (B) adulte. L'axe des y indique l'évasivité, qui a été mesurée en temps cumulatif en secondes jusqu'à la capture à la main dans la cage d'accueil.

comportementaux retardés chez des animaux sauvages. Cela souligne le fait que l'effet d'un stress précoce sur les individus est apparent durant certains stades uniquement (ex : poussin, juvénile, adulte). En accord avec des études menées chez les rongeurs de laboratoire, une diminution des capacités cognitives et d'orientation spatiale due à un stress précoce pourrait expliquer la plus faible capacité des individus à échapper à un prédateur (27-29). Par ailleurs, les capacités musculaire et métabolique des individus pourraient également avoir été affectées par les mauvaises conditions de développement, comme précédemment suggéré chez les poissons et les oiseaux (31) (32).

Effets à long terme d'un stress précoce sur la survie

Nous avons trouvé que les oiseaux en mauvaise condition avaient une probabilité de survie plus faible que ceux en bonne condition. De plus, à condition équivalente, les oiseaux expérimentaux avaient une probabilité de survie plus faible que les oiseaux témoins (Figure 10). Il est important de relever que cette mortalité différentielle est intervenue dans des conditions de captivité optimale, sans prédation, et où la nourriture et l'eau étaient fournies *ad libitum*.

Conclusions

Bien qu'un grand nombre d'études se soient focalisées sur les effets à court terme d'un stress précoce chez de nombreuses espèces (dont l'Homme), peu d'entre elles ont suivi les individus jusqu'à leur âge adulte, ce qui limitait notre compréhension des effets potentiellement persistents d'un stress précoce sur l'Homme et les animaux sauvages (2). Notre étude à long terme d'une espèce sauvage maintenue en captivité a permis d'étayer l'hypothèse d'une programmation neuroendocrine selon laquelle une augmentation transitoire des taux d'hormones de stress lors du développement était suffisante pour altérer de manière prolongée plusieurs aspects de la physiologie et du comportement des individus. Ainsi, nous avons trouvé qu'un stress précoce (1) affectait de manière permanente la physiologie du stress, (2) retardait le développement de comportements néophobiques, (3) avait un effet

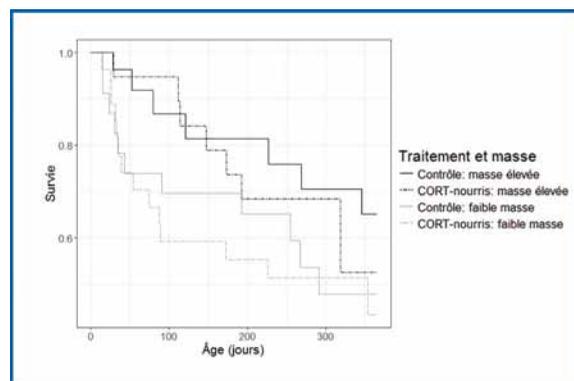


Figure 10 : Survie à travers le temps. Les oiseaux ayant une faible masse corporelle avaient une survie diminuée à tous les âges. Les oiseaux nourris au CORT avaient une survie inférieure à celle des oiseaux témoins de masse équivalente après 100-200 jours.

négatif sur le comportement anti-prédateur, potentiellement du fait de capacités cognitives réduites. Cependant, pour plusieurs aspects, les individus sont apparus comme relativement résilients à un stress précoce. Nous n'avons en effet détecté aucun effet du traitement expérimental sur la santé des individus (hématocrite, immunité). De plus, les effets négatifs des traitements sur la croissance et la condition ont été très largement compensés et n'étaient plus apparents aux stades juvénile et adulte. Cette compensation semblait cependant induire des coûts importants, notamment en terme de longévité. En accord avec des travaux précédents conduits sur le stress nutritionnel chez les animaux et l'Homme, notre étude montre qu'un stress précoce peut induire des compromis entre condition/croissance et longévité (32-34) (35). Notre recherche souligne donc l'importance de la physiologie du stress, et plus précisément des glucocorticoïdes, pour expliquer ces phénomènes.

Remerciements

Je remercie les étudiants de Master pour leur aide précieuse (L. Martin-Gousset, L. Froud, et J. Pavie). Je remercie C. Parenteau et C. Trouvé pour leur aide concernant les analyses de laboratoires. Je remercie A. Meillère pour son aide sur le terrain. Je remercie enfin F. Angelier pour son encadrement, son expertise, et son aide pour la tenue de ce projet. Ce travail a été financé par la Fondation Fyssen (bourse post-doctorale à J.K. Grace, l'ANR Urbastress (PI : F. Angelier) et par le Contrat Plan Etat Région (CPER Econat).

Bibliographie

- 1. E. C. Cottrell, J. R. Seckl, Prenatal stress, glucocorticoids and the programming of adult disease. *Front. Behav. Neurosci.* **3**, 1-9 (2009).
- 2. H. Drummond, S. Ancona, Observational field studies reveal wild birds responding to early-life stresses with resilience, plasticity, and intergenerational effects. *Auk*. **132**, 563-576 (2015).
- 3. S. J. Schoech, M. a Rensel, E. S. Bridge, R. K. Boughton, T. E. Wilcoxon, Environment, glucocorticoids, and the timing of reproduction. *Gen. Comp. Endocrinol.* **163**, 201-207 (2009).
- 4. L. A. M. Welberg, J. R. Seckl, Prenatal stress, glucocorticoids and the programming of the brain. *J. Neuroendocrinol.* **13**, 113-128 (2001).
- 5. M. Enoch, C. D. Steer, T. K. Newman, N. Gibson, D. Goldman, Early life stress, MAOA,

and gene-environment interactions predict behavioral disinhibition in children. *Genes. Brain. Behav.* **9**, 65-74 (2010).

- 6. D. Chapman, K. Scott, The impact of maternal intergenerational risk factors on adverse developmental outcomes. *Dev. Rev.* **21**, 305-325 (2001).
- 7. C. Widom, The cycle of violence. *Science*. **244**, 160-166 (1989).
- 8. M. D. De Bellis, Developmental traumatology : the psychobiological development of maltreated children and its implications for research, treatment, and policy. *Dev. Psychopathol.* **13**, 539-564 (2001).
- 9. M. D. De Bellis, M. S. Keshavan, Sex differences in brain maturation in maltreatment-related pediatric posttraumatic stress disorder. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **27**, 103-117 (2003).
- 10. D. Maestripieri, S. G. Lindell, A. Ayala, P. W. Gold, J. D. Higley, Neurobiological characteristics of rhesus macaque abusive mothers and their relation to social and maternal behavior. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **29**, 51-57 (2005).
- 11. M. H. Teicher *et al.*, The neurobiological consequences of early stress and childhood maltreatment. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **27**, 33-44 (2003).
- 12. A. Caspi *et al.*, Role of genotype in the cycle of violence in maltreated children. *Science (80-.)*. **297**, 851-854 (2002).
- 13. J. Kaufman *et al.*, Social supports and serotonin transporter gene moderate depression in maltreated children. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **101**, 17316-17321 (2004).
- 14. K. McCormack, T. K. Newman, J. D. Higley, D. Maestripieri, M. M. Sanchez, Serotonin transporter gene variation, infant abuse, and responsiveness to stress in rhesus macaque mothers and infants. *Horm. Behav.* **55**, 538-547 (2009).
- 15. C. S. Widom, L. M. Brzustowicz, MAOA and the "cycle of violence": childhood abuse and neglect, MAOA genotype, and risk for violent and antisocial behavior. *Biol. Psychiatry*. **60**, 684-689 (2006).
- 16. D. Maestripieri, K. Carroll, Child abuse and neglect: usefulness of the animal data. *Psychol. Bull.* **123**, 211-223 (1998).
- 17. C. Leloutre, A. Gouzerh, F. Angelier, Hard to fly the nest: A study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Curr. Zool.* **60**, 449-459 (2014).

- 18. C. W. Breuner, J. C. Wingfield, Rapid behavioral response to corticosterone varies with photoperiod and dose. *Horm. Behav.* **37**, 23–30 (2000).
- 19. M. Lohmus, L. F. Sundstrom, F. R. Moore, Non-invasive corticosterone treatment changes foraging intensity in red-eyed vireos *Vireo olivaceus*. *J. Avian Biol.* **37**, 523–526 (2006).
- 20. C. J. Saldanha, B. A. Schlinger, N. S. Clayton, Rapid effects of corticosterone on cache recovery in mountain chickadees (*Parus gambeli*). *Horm. Behav.* **37**, 109–115 (2000).
- 21. C. W. Breuner, A. L. Greenberg, J. C. Wingfield, Noninvasive corticosterone treatment rapidly increases activity in Gambel's white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **111**, 386–394 (1998).
- 22. D. R. Anderson, *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence* (Springer, New York, 2008).
- 23. K. A. Spencer, N. P. Evans, P. Monaghan, Postnatal stress in birds: a novel model of glucocorticoid programming of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. *Endocrinology*. **150**, 1931–1934 (2009).
- 24. E. Adkins-Regan, *Hormones and Animal Social Behavior* (Princeton University Press, Princeton, 2005).
- 25. C. Loiseau, S. Fellous, C. Haussy, O. Chastel, G. Sorci, Condition-dependent effects of corticosterone on a carotenoid-based begging signal in house sparrows. *Horm. Behav.* **53**, 266–273 (2008).
- 26. M. L. Roberts, K. L. Buchanan, D. Hasselquist, M. R. Evans, Effects of testosterone and corticosterone on immunocompetence in the zebra finch. *Horm. Behav.* **51**, 126–134 (2007).
- 27. K. L. Brunson *et al.*, Mechanisms of late-onset cognitive decline after early-life stress. *J. Neurosci.* **25**, 9328–9338 (2005).
- 28. I. Herpfer *et al.*, Early life stress differentially modulates distinct forms of brain plasticity in young and adult mice. *PLoS One*. **7**, e46004 (2012).
- 29. M. Cui *et al.*, Enriched environment experience overcomes the memory deficits and depressive-like behavior induced by early life stress. *Neurosci. Lett.* **404**, 208–212 (2006).
- 30. S. a Arnott, S. Chiba, D. O. Conover, Evolution of intrinsic growth rate : metabolic costs drive trade-offs between growth and swimming performance in *Menidia menidia*. *Evolution*. **60**, 1269–1278 (2006).
- 31. N. J. Royle, J. Lindström, N. B. Metcalfe, Effect of growth compensation on subsequent physical fitness in green swordtails *Xiphophorus helleri*. *Biol. Lett.* **2**, 39–42 (2006).
- 32. F. Criscuolo *et al.*, Costs of compensation: Effect of early life conditions and reproduction on flight performance in zebra finches. *Oecologia*. **167**, 315–323 (2011).
- 33. N. B. Metcalfe, P. Monaghan, Compensation for a bad start: Grow now, pay later? *Trends Ecol. Evol.* **16**, 254–260 (2001).
- 34. N. B. Metcalfe, P. Monaghan, Growth versus lifespan: Perspectives from evolutionary ecology. *Exp. Gerontol.* **38**, 935–940 (2003).
- 35. C. N. Hales, S. E. Ozanne, The dangerous road of catch-up growth. *J. Physiol.* **547**, 5–10 (2003).

Exposure to early-life stress can have long-term effects on physiology, behavior, cognition, and fitness in humans and animals (1–5). However, the persistence and severity of such long-term effects over the lifespan of an animal and their relevance for natural systems are not well established (2). In humans, arguably the highest profile and most troubling early life stressor is abuse. Despite extensive documentation of this behavioral phenomenon (6, 7) little is known regarding the mechanisms of long-term effects, including intergenerational transmission, increased probability of anti-social aggression and anxiety disorders, decreased cognitive functioning, and altered hormonal stress physiology (8). This lack of knowledge of the physiological basis of long-term effects makes effective treatment of child abuse victims, understanding of their future behavioral problems, and prevention of the cycle of violence extremely difficult.

Three hypotheses exist to explain physiological/behavioral changes associated with the cycle of violence : (1) maltreatment early in life causes long-term neuroendocrine changes (9–11) ; (2) young acquire adverse behavior through observational learning (6) ; and (3) adverse behavior is a genetically heritable trait (12–15). In humans, it is often impossible to disentangle the effects of genetics, observational learning, and physiological changes due to early-life trauma. Animal

models allow for experimental manipulation to isolate effects of each component of maltreatment (16). Here, we isolate the effects of stress hormone surges during development of nestling house sparrows (*Passer domesticus*, **Figure 1**) to experimentally test the hypothesis that neuroendocrine changes due to early-life trauma are sufficient to induce long-term changes in behavior and physiology.

House sparrows were part of a free-living population breeding in nest boxes at the rural Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (46°09'N, 0°24'W), France, that has been monitored since 1996 (17). All nestlings were given a plastic color band to facilitate individual identification. We manipulated early-life hormonal stress directly, by increasing circulating corticosterone (CORT, the primary avian « stress hormone »). CORT was delivered to stressed nestlings non-invasively by feeding them worms injected with CORT dissolved in a solvent (**Figure 2**) (18–21), four times (1–2 times per day) in the late-nestling period. Control nestlings were fed worms injected with the solvent at the same schedule. Half the nestlings in each nest were assigned to CORT-fed (i.e., stressed) and control groups, to control for genetic effects.

To avoid high juvenile mortality, we transferred all birds to captivity at fledging. We weighed

and measured birds at consistent intervals for 180 days (into adulthood).

We also conducted behavioral tests and took small blood samples to evaluate physiological parameters at the nestling, juvenile and adult stages. These tests were designed to test for long-term effects of early-life stress on the hormonal stress response and physiological health, and to examine behavior under stress (e.g., a simulated predator or a novel object). We analyzed data in an information-theoretic framework (Akaike's

Information Criterion) to select among models, and discuss the top models determined by that process (22).

Justification of stress hormone treatment

Our technique for increasing hormonal stress in nestlings worked. Circulating CORT (i.e., « stress » hormone) concentration increased within 10 minutes after ingesting a CORT-injected worm (**Figure 3**), and remained elevated for at least 40 minutes.

Effect of early-life stress on growth

Stress hormone treatment decreased nestling mass by the fourth day of treatment (11 days

« Here, we isolate the effects of stress hormone surges during development of nestling house sparrows to experimentally test the hypothesis that neuroendocrine changes due to early-life trauma are sufficient to induce long-term changes in behavior and physiology. »



Figure 1 : Nestling house sparrows at seven days post-hatching, and an adult female house sparrow.



Figure 2 : Experimenter delivering a worm injected with CORT to a nestling house sparrow.

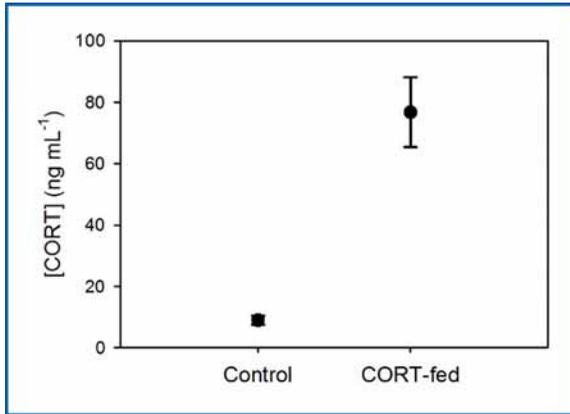


Figure 3 : Circulating [CORT] in nestlings at 8-days post-hatching, following ingestion of a control worm or CORT-fed worm. Points indicate means, error bars.

post-hatching) (**Figure 4**). There was no effect of early-life stress on body size at the nestling, juvenile, or adult stages. We found a strong effect of early-life stress on nestling size-corrected mass.

Size-corrected mass was lower in CORT-fed nestlings compared to control nestlings (**Figure 5**), but that effect weakened with age. This supports the emerging trend that wild animals can be resilient to short-term negative effects of early-life stress (2). Our findings regarding size-corrected mass and body size are consistent with the prediction that animals are able to compensate over the long-term for detrimental early-life stress (23).

Long-term effect of early-life stress on the hormonal stress response

Early-life stress depressed baseline circulating stress hormone concentration (i.e., CORT) throughout life, for nestlings, juveniles, and adults (**Figure 6**). Similarly, it depressed stress-induced CORT in nestlings. The effect on stress-induced CORT disappeared at the juvenile stage and reappeared, more weakly, at the adult stage (**Figure 7**).

Long-term effect of early-life stress on health

Early-life stress had no effect on nestling, juvenile, or adult measures of health. CORT-fed birds did not differ from controls in hematocrit, a measure of oxygen carrying capacity of the blood. There was also no difference due to treatment in phytahaema glutenin in response or memory response, a measure of acquired T-cell mediated

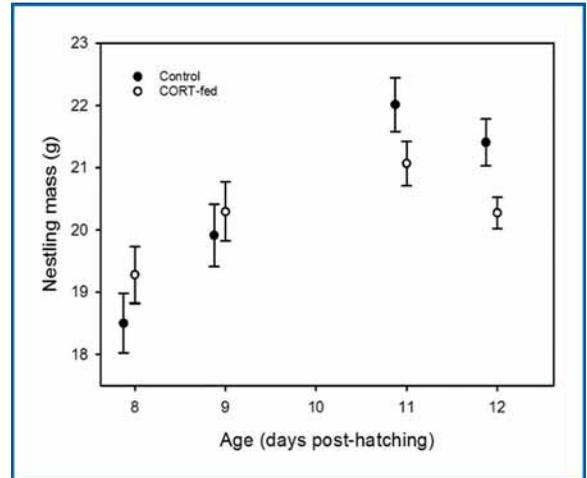


Figure 4 : Nestling mass by age and treatment. Treatment did not affect nestling mass until 11 days post-hatching (the 4th day of treatment).

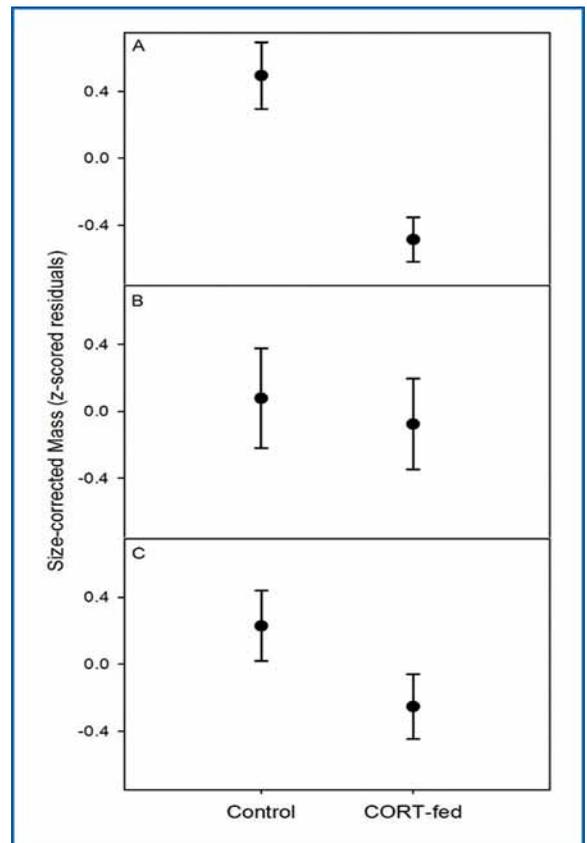


Figure 5 : Size-corrected mass by treatment group at the (A) nestling, (B) juvenile, and (C) adult life stages.

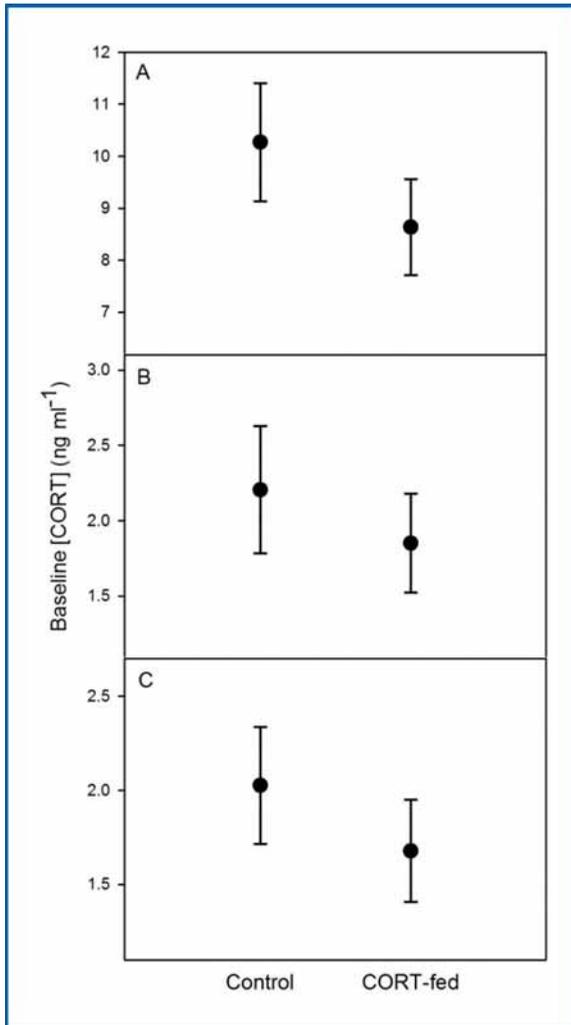


Figure 6 : Effect of early-life stress on baseline stress hormone concentration in **(A)** nestlings, **(B)** juveniles, and **(C)** adults.

immunity. These results are a bit surprising, because the avian stress hormone, CORT, is a well-known immunosuppressant (24). However, its immunosuppressive tendencies depend on a variety of factors, including body condition (25), and hormone interactions (26). Our data suggests that any immunosuppressive qualities of early-life stress are only short-term and can be overcome in the long-term.

Long-term effect of early-life stress on anxiety behavior

Juveniles that had received CORT treatment as nestlings were less neophobic than controls (i.e., higher probability of approaching a novel

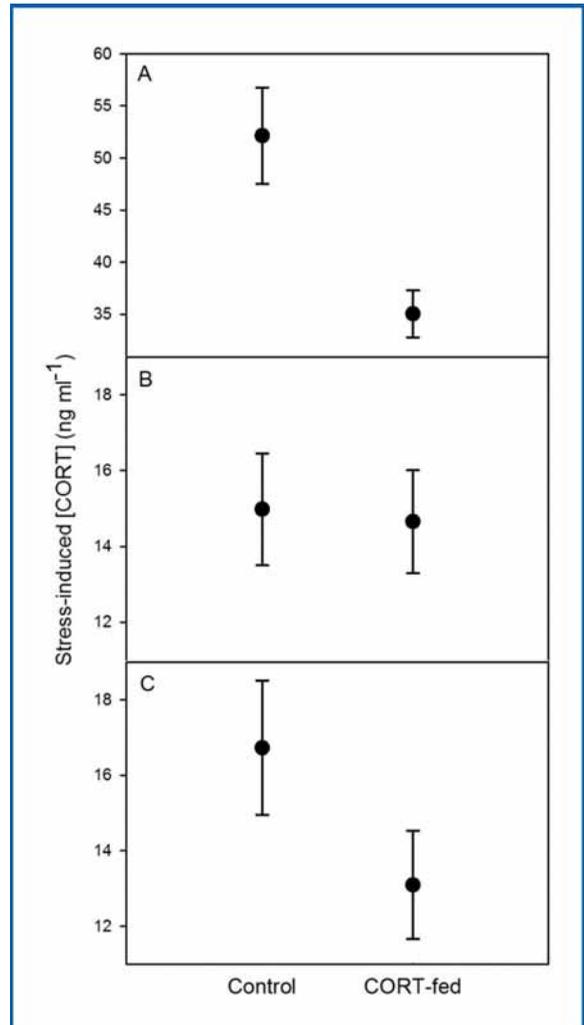


Figure 7 : Effect of early-life stress on stress-induced CORT concentration in **(A)** nestlings, **(B)** juveniles, and **(C)** adults.

object), consistent with lower anxiety due to early-life stress. There was no effect of treatment on adult neophobia (**Figure 8**). These findings suggest that early-life stress may delay development of neophobic behavior. By adulthood, all birds were highly neophobic, but CORT-treated birds were less neophobic at the juvenile stage. Delayed onset of extreme neophobia could benefit CORT-treated birds, if early-life stress indicated an environment where food is scarce. A longer period of juvenile curiosity may prevent starvation in food-scarce environments by promoting investigation of novel food sources.

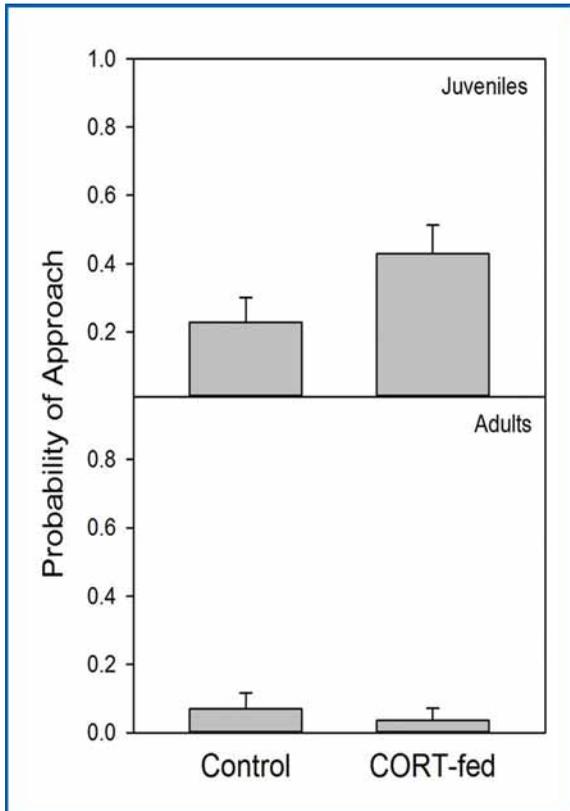


Figure 8 : Effect of treatment on the probability of approaching a novel object (i.e., neophobia) for juveniles and adults. Bars are means, error bars are standard error.

Long-term effect of early-life stress on antipredator behavior

There was no effect of early-life stress on juvenile antipredator behavior; however CORT-fed adults performed poorly on a test of evasiveness (i.e., ability to escape a predator) (**Figure 9**). These results provide rare evidence of delayed behavioral effects of early-life stress in a wild animal, and in accordance with our other results, highlight the importance of life stage in modulating the effects of early-life stress. Deteriorating complex cognitive or spatial abilities due to CORT treatment may account for the poor evasive behavior that we observed in adult house sparrows, similar to that documented in laboratory rodents (27–29). Alternatively, muscular or metabolic capacity may have been affected by poor early growth in CORT-fed birds, followed by rapid “catch-up growth” (30). This hypothesis is

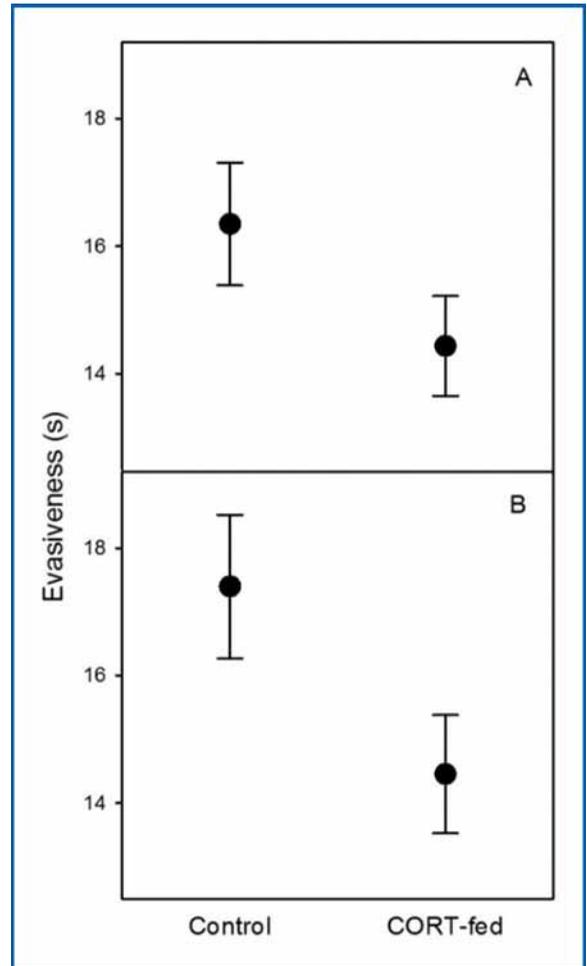


Figure 9 : Effect of treatment on (A) juvenile and (B) adult evasiveness. The y-axis indicates evasiveness, which was measured in cumulative time in seconds until capture by hand in the home cage.

supported by observations from fish (31) and birds (32).

Long-term effect of early-life stress on survival

Treatment did have an effect on survival that was conditional on mass. Birds with low body mass had lower survival than those with high body mass. CORT-fed birds had lower survival than control birds of equivalent mass (**Figure 10**).

It is notable that this increased mortality occurred in a captive environment where food and water was almost never restricted, and predators did not exist.

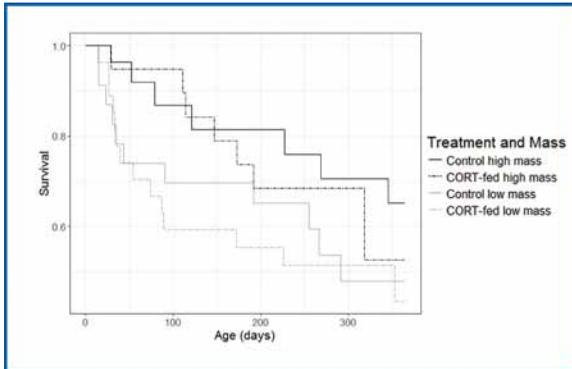


Figure 10 : Survival across time. Birds with low body mass had decreased survival at all ages. CORT-fed birds had lower survival than control birds of equivalent mass after 100-200 days of age.

Conclusions

Although a number of studies have investigated short-term effects of early-life stress on various taxa, including humans, few have followed subjects to adulthood, limiting understanding of the persistence of long-term effects across the lifespan (2) for humans and other animals. Our long-term study of a semi-wild bird supports the neuroendocrine hypothesis of programming effects, that early-life surges in corticosterone are sufficient to alter some aspects physiology and behavior in the long-term. We found that early-life stress permanently altered stress physiology, delayed development of neophobia, and had a negative effect on anti-predator behavior, perhaps due to deteriorating cognitive abilities. However, in some respects, individuals were quite resilient to stress. There was no effect on the health parameters we evaluated, and short-on

body condition were largely compensated for by the juvenile stage. This compensation, however, came at a cost to longevity. Consistent with previous work on nutritional stress, early-life stress can impose long-term trade-offs between body condition and longevity (32–34), a trade-off that has also been observed in humans (35). Our research highlights the importance of physiological stress and glucocorticoids, specifically, as opposed to social stimuli or nutritional deficits in inducing this long-term cost to longevity.

Mammalian studies of postnatal stress can often be influenced by maternal hormones delivered through milk, making it difficult to isolate physiological mechanisms. Altricial birds are good models for developmental stress because they lack this direct physiological postnatal link between parents and offspring. Mechanisms for responding to stress at the hormonal level are extremely similar across vertebrates, including birds and mammals (24). Thus, research such as ours in avian model organisms can inform future research directions in mammals and humans. Our research suggests that long-term effects of early-life stress may be conserved between birds and humans, but that specific outcomes depend on life stage and other individual variables, such as body condition.

Acknowledgements

I thank my Masters student interns L. Martin-Gousset, L. Froud, and J. Pavie ; C. Parenteau for assistance with laboratory analyses ; A. Meillère for assistance with blood collection and field work ; F. Angelier for his mentorship, expertise, assistance and guidance in many aspects of this project. This work was funded by a Foundation Fyssen postdoctoral fellowship to J.K. Grace.

Analyse comparative de l'apprentissage de route chez l'abeille domestique et le bourdon

Mathieu LIHOREAU

Chargé de Recherche CNRS au Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA),
Centre de Biologie Intégrative (CBI), Université de Toulouse ; CNRS, UPS, France

Résumé

Les pollinisateurs, tels que les abeilles, font face à des problèmes de navigation complexes pour exploiter des ressources florales spatialement fragmentées et nutritionnellement variables. Les travaux récents chez le bourdon décrivent comment ces insectes développent des circuits de butinage stables et quasi-optimaux (appelés « traplines ») pour visiter plusieurs sites de nourriture et retourner au nid, sur la base de l'apprentissage et de la mémoire spatiale. L'objectif de cette étude était d'explorer dans quelle mesure cette stratégie spatiale est généralisée chez les abeilles, en examinant les comportements de route de l'abeille domestique (*Apis mellifera*), un pollinisateur écologiquement et économiquement important à travers le monde. Ici je démontre que les abeilles domestiques, tout comme les bourdons, tendent à développer des circuits de butinage efficaces pour récolter une récompense sucrée à partir de plusieurs fleurs artificielles en conditions de laboratoire. La comparaison entre les abeilles domestiques et les bourdons révèle des dynamiques d'apprentissage et des performances d'optimisation similaires, suggérant que le développement et l'optimisation de routes est une stratégie de fourragement commune à différentes espèces de pollinisateurs.

Mots-clés

Abeille domestique, bourdon, cognition comparée, circuit de butinage, cognition spatiale, navigation

Comparative analysis of route learning in honey bees and bumblebees

Abstract

Pollinators, such as bees, face complex navigation problems when foraging on spatially distributed and nutritionally variable flower patches. Recent research on bumblebees show how individual foragers develop stable near optimal routes (called “traplines”) to visit multiple flower patches and return to their nest based on spatial learning and memories. Here I investigated to what extent this spatial strategy is taxonomically widespread, by examining the routing behaviour of the domestic honey bee (*Apis mellifera*), an ecologically and economically important pollinator worldwide. I found that individual honey bees, just like bumblebees, tend to develop efficient traplines to collect sucrose rewards from multiple artificial flowers when trained in laboratory conditions. The comparison between honey bees and bumblebees revealed similar learning dynamics and optimisation performances, suggesting that route development and optimisation is a common foraging strategy among pollinators.

Keywords

Honey bees, bumblebees, comparative cognition, trapline foraging, spatial cognition, navigation

Introduction

Les animaux qui exploitent des ressources éparées se renouvelant au cours du temps font face à des problèmes de fourragement complexes. Les abeilles sociales, par exemple, doivent visiter des patchs de fleurs qui sont parfois distribués sur plusieurs kilomètres afin de

collecter suffisamment de nectar et de pollen pour nourrir leur colonie (von Frisch 1967). Trouver une route efficace pour joindre plusieurs sites d'alimentation est une tâche d'optimisation semblable au célèbre Problème du Voyageur de Commerce en mathématiques, pour lequel il n'y a pas de solution simple connue (Anderson 1983). Dans ce problème, la tâche est de trouver la route la plus

courte pour connecter un ensemble de sites et retourner à l'origine, en ne passant qu'une seule fois par chacun des sites. Comme le nombre de routes possibles augmente factoriellement avec le nombre de sites à visiter (ex. 24 routes pour 4 sites, $> 3.10^6$ routes pour 10 sites), ce problème devient rapidement difficile (si ce n'est impossible) à résoudre. Par conséquent, il a été proposé que les animaux, nous humains y compris (Mac Gregor and Chu 2010), utilisent des règles de mouvements simples (heuristiques) afin de trouver des solutions raisonnablement bonnes en un temps limité et avec un faible pouvoir de calcul (Janzen 1971 ; Cramer and Gallistel 1997).

Les travaux récents sur des bourdons (Fig. 1A) butinant sur des fleurs artificielles montrent comment ces insectes développent des circuits quasi optimaux minimisant les distances de trajet entre les fleurs avec l'expérience (Ohashi et al. 2007 ; Lihoreau et al. 2010 ; Lihoreau et al. 2012a). Ce comportement de route, appelé « trapline foraging » ou fourragement en circuit (en analogie aux braconniers qui vérifient leurs pièges le long de routes familières), repose sur des mémoires spatiales à long-terme qui peuvent durer plusieurs jours voire plusieurs semaines (Thomson 1996). Bien que les observations de terrain et les mo-

dèles théoriques (Possingham 1989 ; Ohashi and Thomson 2005) suggèrent que ce comportement d'optimisation est répandu chez les animaux qui se nourrissent de nectar ou de fruits, comme les abeilles domestiques (Ribbands 1949), les abeilles euglossines (Janzen 1971), les colobris (Tello-Ramos et al. 2015), mais aussi certaines chauves-souris (Lemke 1984) et certains singes frugivores (Janson 1998), les recherches à ce sujet se sont jusqu'à présent limitées à deux espèces de bourdon : *Bombus terrestris* et *B. impatiens* (Lihoreau et al. 2013).

À terme, une comparaison élargie à des espèces présentant des écologies différentes permettrait de mieux comprendre les stratégies spatiales des pollinisateurs, les patrons de flux de pollen et leurs conséquences sur les populations de plantes (Fortuna et al. 2008).

L'abeille domestique (*Apis mellifera* ; Fig. 1B) est une espèce de choix pour adresser cette question parce qu'il s'agit d'un pollinisateur majeur mondialement répandu, et d'une espèce-modèle en neuro-éthologie (Menzel 2012). L'abeille domestique est phylogénétiquement et écologiquement proche du bourdon. Ces deux insectes sont généralistes (se nourrissent d'une grande diversité de fleurs) et vivent en sociétés hautement organisées. Les abeilles domestiques et les bourdons forment des colonies avec une division du travail entre les individus reproducteurs (reines et mâles) et les individus non reproducteurs (ouvrières), parmi lesquels les butineuses qui collectent le nectar et le pollen des fleurs pour nourrir l'ensemble de la colonie. Malgré leurs modes de vie très proches, ces insectes diffèrent par la taille de leurs colonies (bourdon : < 500 individus, abeille : $< 80\ 000$ individus) et leur système de communication. Contrairement aux bourdons où les ouvrières butinent indépendamment les unes des autres, les abeilles domestiques partagent des informations sur la localisation des sites

de nourriture par le biais d'un langage symbolique (la « danse frétillante ») qui indique l'emplacement de patches de fleurs découverts à plus d'environ 150 mètres de la ruche

“ Les abeilles domestiques, tout comme les bourdons, tendent à développer des circuits de butinage efficaces pour récolter une récompense sucrée à partir de plusieurs sites de nourriture ”

(von Frisch 1967). Depuis la description de ce système de communication unique chez les insectes, la recherche sur les comportements de navigation des abeilles domestiques s'est focalisée sur la manière dont les butineuses apprennent à naviguer entre la ruche et une (ou deux) source d'eau sucrée et communiquent cette information à leurs congénères du nid (Collett et al. 2013). Cependant, dans la nature, ces abeilles font face à des problèmes spatiaux potentiellement beaucoup plus complexes afin de visiter plusieurs centaines de fleurs par trajet (von Frisch 1967).

Des observations de terrain suggèrent que les abeilles domestiques confinent leurs activités de butinage à des groupes relativement stables de plantes durant plusieurs jours successifs (Ribbands 1949). Expérimentalement il a été démontré que les butineuses sont capables d'apprendre

des séquences de vol entre plusieurs repères visuels pour naviguer dans des labyrinthes (Collett et al. 1993 ; Zhang et al. 1996) et de discriminer la direction de sites de nourritures spécifiques à partir de différents points de départ (Najera et al. 2012), supportant ainsi l'idée que les abeilles domestiques ont toutes les capacités cognitives requises pour développer des circuits de butinage.

Dans cette étude j'ai testé la capacité des abeilles domestiques à établir des circuits de butinage et comparé leurs performances à celles de bourdons testés dans les mêmes conditions expérimentales. J'ai observé des abeilles domestiques et des bourdons fourrageant sur quatre fleurs artificielles pendant 30 essais consécutifs dans une grande salle de vol. Parce que les abeilles domestiques et les bourdons ont des écologies similaires, j'ai émis l'hypothèse que les deux espèces montrent des stratégies de routes similaires. Toute différence comportementale serait la conséquence des différences dans leur système de fourragement coopératif.

Méthodes

Abeilles domestiques

J'ai utilisé une petite colonie d'abeilles domestiques (*Apis mellifera* ; **Fig. 1B**) issue de notre

rucher expérimental à Toulouse (Université Paul Sabatier, France). La colonie contenait une reine et approximativement 2000 ouvrières dans une ruche d'observation (vitrée). La colonie de bourdons (*Bombus terrestris* ; **Fig. 1A**) a été obtenue chez Biobest (Belgique) et maintenue dans une boîte en bois à deux compartiments. Les deux ruches étaient équipées d'un tube d'entrée transparent muni de portes afin de contrôler le trafic des butineuses. Les colonies étaient nourries *ad libitum* avec du pollen décongelé directement introduit dans le nid. Les ouvrières pouvaient collecter de l'eau sucrée (40 % p/p) sur des fleurs artificielles dans la salle de vol.

Salle de vol et fleurs artificielles

Les expériences ont été conduites en 2015 dans une salle de vol de 7 × 5 m (**Fig. 2A**) équipée de 12 lumières LED lights à large spectre (6500K, Phillips) répliquant la lumière naturelle. Quatre posters, chacun caractérisé par un pattern bicolore unique, étaient placés sur les murs de la salle, servant de repères visuels aux insectes (**Fig. 2B**). Chaque fleur consistait en une plateforme d'atterrissage bleue de 6 cm de diamètre, posée sur un cylindre en plastique transparent de 10 cm

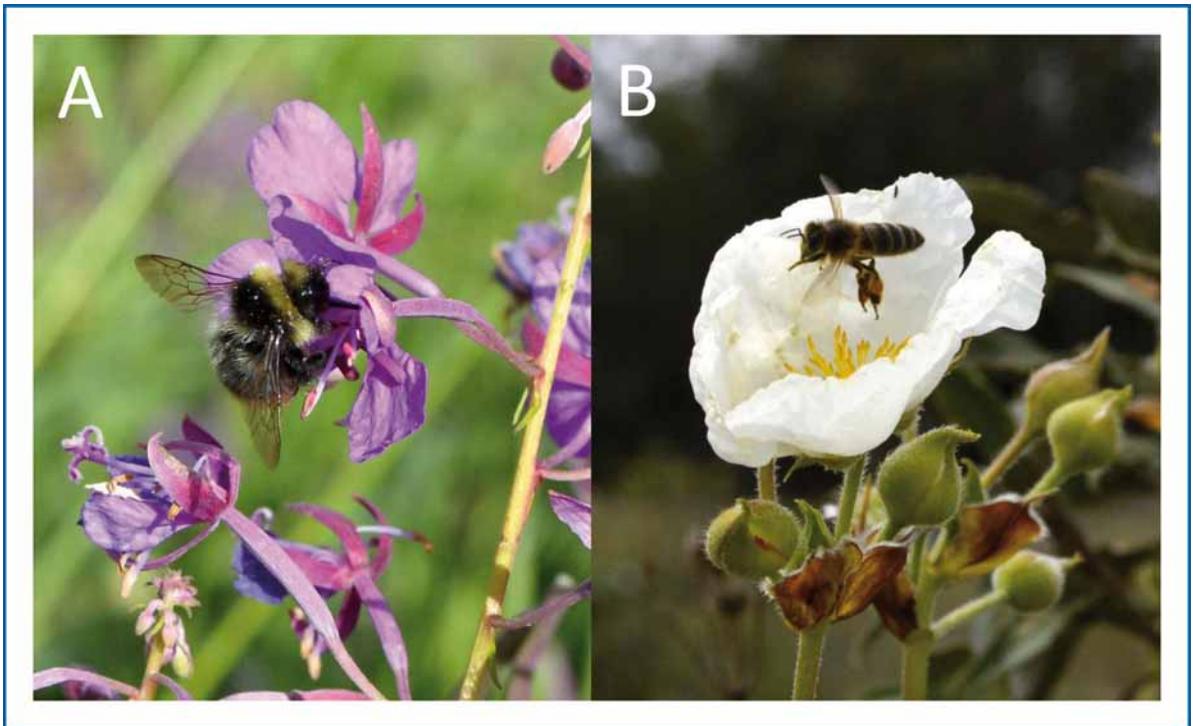


Figure 1 : A. Bourdon terrestre (*Bombus Terrestris*). B. Abeille domestique (*Apis mellifera*).
Crédit : Tamara Gomez-Moracho

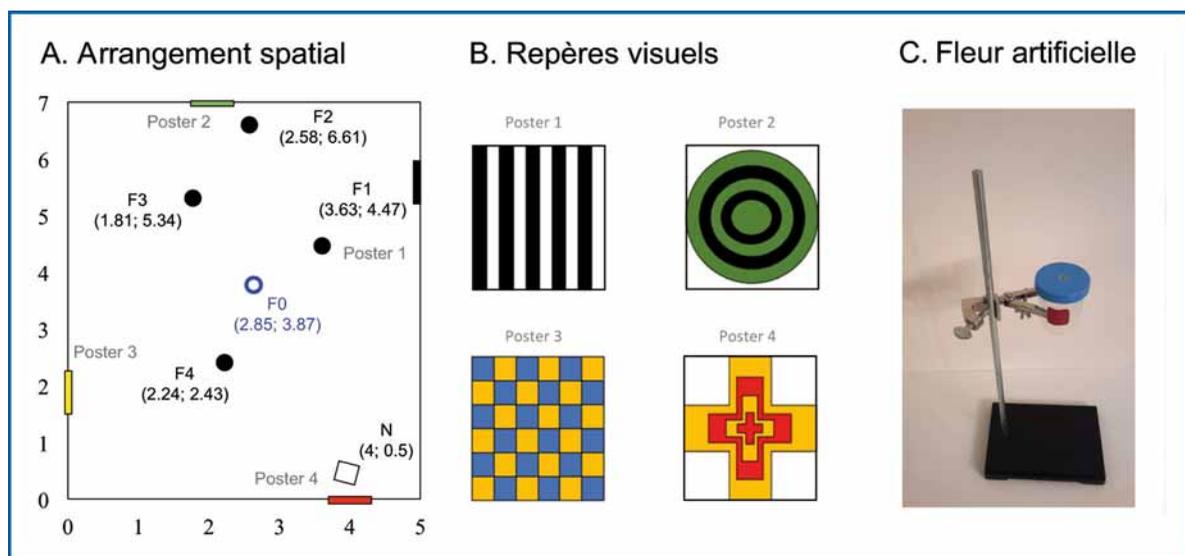


Fig. 2 : A. Arrangement expérimental de fleurs dans la salle de vol. N est l'emplacement du nid, F0 l'emplacement de la fleur de pré-entraînement, F1-F4 les emplacements des fleurs d'entraînement, et posters 1-4 les emplacements des repères visuels 2D. Les nombres entre parenthèses sont les coordonnées cartésiennes (en m). Un insecte utilisant une séquence optimale fait F1-F2-F3-F4 ou F4-F3-F2-F1. B. Apparence visuelle des posters. Chaque poster (dimension A0) était positionné sur un mur différent de la salle de vol, servant de repères visuels aux insectes. C. Fleur artificielle. Chaque fleur consistait en une plateforme d'atterrissage en plastique bleu posée sur un cylindre transparent, suspendu à 50 cm au-dessus du sol par une pince et un support. Une marque jaune au milieu de la plateforme d'atterrissage indiquait l'emplacement d'une récompense d'eau sucrée.

suspendu à 50 cm au-dessus du sol (**Fig. 2C**). Une marque jaune au milieu de la plateforme d'atterrissage indiquait la localisation d'un volume contrôlé d'eau sucrée délivré par une micropipette électronique (Handystep).

Arrangement de fleurs

Les insectes ont été testés dans un arrangement de quatre fleurs (**Fig. 2A**) pour lequel il y avait 24 (14) séquences de visites possibles. La configuration spatiale des fleurs a été générée par un algorithme informatique afin de maximiser la différence entre les deux séquences optimales minimisant la distance de trajet (F1-F2-F3-F4 ou F4-F3-F2-F1) et la séquence liant les fleurs les plus proches voisines (F1-F4-F5-F2) (Lihoreau et al. 2012b). La distance entre deux fleurs voisines variait entre 1.48 et 6.27 mètres. Comme les ouvrières de *A. mellifera* and *B. terrestris* sont capables de détecter des objets compris dans un angle visuel supérieur à 5° (Giurfa et al. 1996 ; Kapustjansky et al. 2010), j'ai considéré que les insectes pouvaient détecter les fleurs artificielles de 50 cm de haut à partir de n'importe quel endroit de la salle. La petite échelle spatiale à laquelle j'ai

travaillé empêchait toute communication de danse entre les abeilles (von Frisch 1967).

Procédure expérimentale

Les insectes étaient pré-entraînés sur une fleur qui délivrait de l'eau sucrée *ad libitum* (remplie autant de fois que nécessaire) et marqués avec de la peinture acrylique sur le thorax pour identification individuelle (von Frisch 1967). Une fois qu'un individu d'intérêt allait régulièrement butiner sur la fleur, la taille de son jabot (estomac) était estimée (32 – 185 μ L, N = 20 individus) en mesurant la quantité totale moyenne de nectar collectée par cet individu pendant trois essais de butinage (trajets de fourragement démarrant et finissant au nid) (Lihoreau et al. 2010).

L'individu était ensuite testé pour 30 essais consécutifs le même jour (ca. 6h d'observation) dans l'arrangement de quatre fleurs (**Fig. 2A**). A chaque essai, chaque fleur contenait un quart du volume du jabot de l'individu testé si bien que l'insecte devait visiter toutes les fleurs pour remplir son jabot. Les fleurs étaient re-remplies avec de l'eau sucrée au début de chaque essai. A la fin de la journée, les fleurs étaient nettoyées à

l'éthanol (70 % p/p) afin d'enlever les traces chimiques qui auraient pu influencer les butineuses suivantes (Saleh et al. 2006). Au total, j'ai testé 10 abeilles domestiques et 10 bourdons.

Collecte et analyse des données

Toutes les données ont été collectées avec le logiciel Ethom (Shih and Mok 2000), qui permet d'enregistrer des séquences comportementales par observation directe de l'expérimentateur. Pour chaque essai de fourragement, j'ai enregistré le temps auquel l'insecte a quitté le nid, le temps de chaque atterrissage sur une fleur, le temps de chaque envol d'une fleur et le temps de retour au nid. À partir de ces données, j'ai calculé la durée totale de chaque essai de fourragement, le nombre de fleurs différentes visitées par essai, le nombre de revisites de la même fleur par essai, le temps passé sur les fleurs (somme de la durée de toutes les visites aux fleurs), le temps passé en vol (durée totale de l'essai de fourragement – temps passé sur les fleurs), et estimé la distance de voyage totale (somme des lignes droites entre toutes les fleurs visitées, commençant et terminant à l'emplacement du nid). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans R v. 3.1.2. (R Development Core Team 2014). J'ai comparé les données comportementales avec des tests de Wilcoxon pour les données appariées (V) ou non appariées (W). Toutes les moyennes sont présentées \pm erreur standard.

Résultats

Performances de route chez l'abeille domestique

J'ai testé 10 abeilles pendant 30 essais successifs dans l'arrangement de quatre fleurs.

En moyenne, les abeilles ont découvert toutes les fleurs en 3.9 ± 0.59 essais. Les abeilles ont réduit la durée de leurs essais (cinq premiers essais : 244.1 ± 29.8 s, cinq derniers essais : 170.9 ± 18.4 s ; $V = 77$, $P = 0.043$), augmenté le nombre de fleurs différentes visitées par essai (cinq premiers essais : 2.8 ± 0.2 , cinq derniers essais : 3.7 ± 0.2 ; $V = 15$, $P = 0.007$) et réduit le nombre de revisites à la même fleur (cinq premiers essais : 13.9 ± 1.6 , cinq derniers essais : 7.5 ± 1.1 ; $V = 85$, $P = 0.009$) entre le début et la fin de l'entraînement, au fur et à mesure qu'elles ont accumulé de l'expérience avec la configuration des fleurs. Toutes les abeilles ont utilisé une route « primaire » (séquence de quatre fleurs la plus fréquemment utilisée en excluant les revisites) dans 34 ± 5 % de tous leurs essais de

fourragement, et une route « secondaire » (séquence de quatre fleurs la deuxième plus fréquemment utilisée en excluant les revisites) dans 13 ± 2 % de leurs essais (**Fig. 3**).

Les abeilles ont commencé à utiliser leur route primaire après 8.2 ± 1.03 essais. 80 % d'entre elles (8 sur 10 abeilles) ont choisi une séquence optimale minimisant la distance de trajet en tant que route primaire (**Fig. 4**), et cinq d'entre elles ont fixé cette séquence (l'ont utilisé au moins trois fois d'affilée à la fin de l'entraînement). Les autres 20 % d'abeilles (2 sur 10) ont utilisé une séquence optimale en tant que route secondaire (**Fig. 4**).

Performances de route chez le bourdon

J'ai ensuite testé 10 bourdons pour la même tâche que les abeilles. En moyenne, les bourdons ont découvert les quatre fleurs après 3.2 ± 0.7 essais de fourragement. Les bourdons ont réduit la durée de leurs essais (cinq premiers essais : 206.7 ± 13.6 s, cinq derniers essais : 131.2 ± 5.3 s ; $V = 100$, $P < 0.001$), augmenté le nombre de fleurs visitées par essai (cinq premiers essais : 3.4 ± 0.1 , cinq derniers essais : 3.9 ± 0.1 ; $V = 12$, $P = 0.003$), réduit le nombre de revisites aux fleurs (cinq premiers essais : 5.8 ± 0.8 , cinq derniers essais : 1.3 ± 0.2 ; $V = 100$, $P < 0.001$) entre le début et la fin de l'entraînement. Les bourdons ont utilisé une route primaire dans 36 ± 3.8 % de tous leurs essais de fourragement et une route secondaire dans 16.7 ± 1.8 % des essais (**Fig. 3**). Les bourdons ont commencé à utiliser leur route primaire après 7.9 ± 0.7 essais. 30 % d'entre eux (3 sur 10 bourdons) ont choisi une séquence optimale en tant que route primaire. Ces trois bourdons ont fixé leur route à la fin de la phase d'entraînement. Un autre 30 % d'entre eux (3 sur 10 bourdons) a utilisé une séquence optimale comme route secondaire (**Fig. 4**). Les 40 % restants (4 sur 10 bourdons) ont sélectionné différentes séquences sous-optimales à la fois comme routes primaires et secondaires (**Fig. 4**).

Comparaison entre abeilles domestiques et bourdons

Tester les abeilles domestiques et les bourdons dans les mêmes conditions expérimentales m'a permis de faire une comparaison directe de leurs performances de route. À la fin de l'entraînement (cinq derniers essais de fourragement), les abeilles et les bourdons ont fait des essais de durées similaires (abeilles : 170.9 ± 18.5 s, bourdons : 131.2 ± 5.3 s ; $W = 71$, $P = 0.123$), voyagé des distances similaires par essai (abeilles :

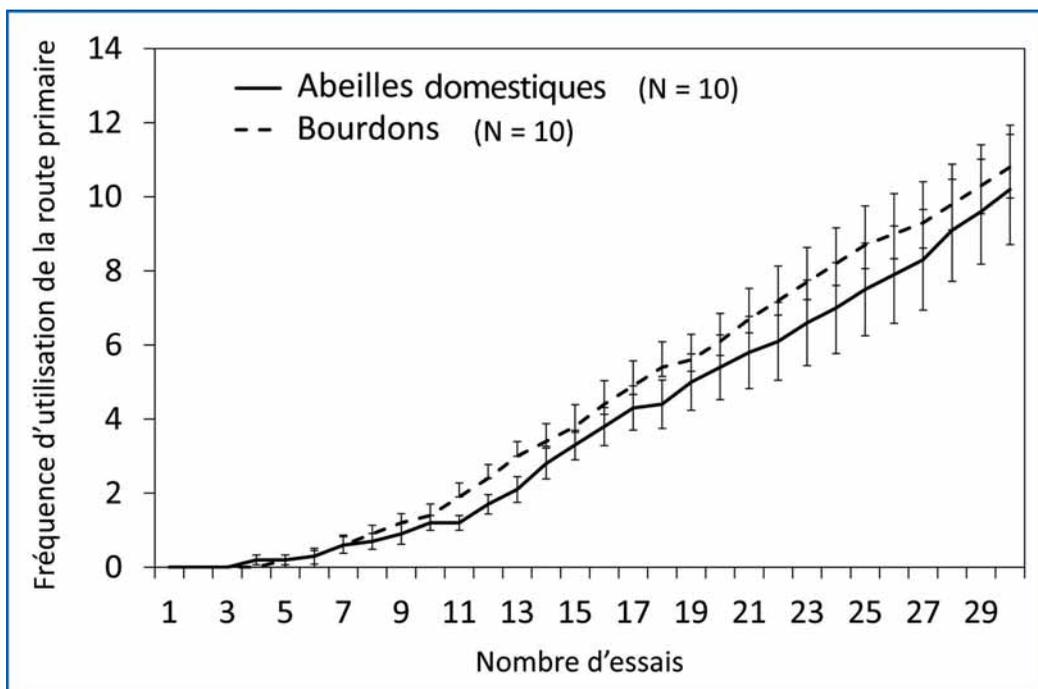


Fig. 3 : Dynamiques d'établissement d'une route par les abeilles domestiques et les bourdons. Le graphique représente la fréquence cumulée moyenne d'utilisation de la route primaire (séquence de quatre fleurs en excluant les revisites, voir détails en Fig. 4). Les barres d'erreur indiquent les erreurs standards. N est le nombre d'individus testés.

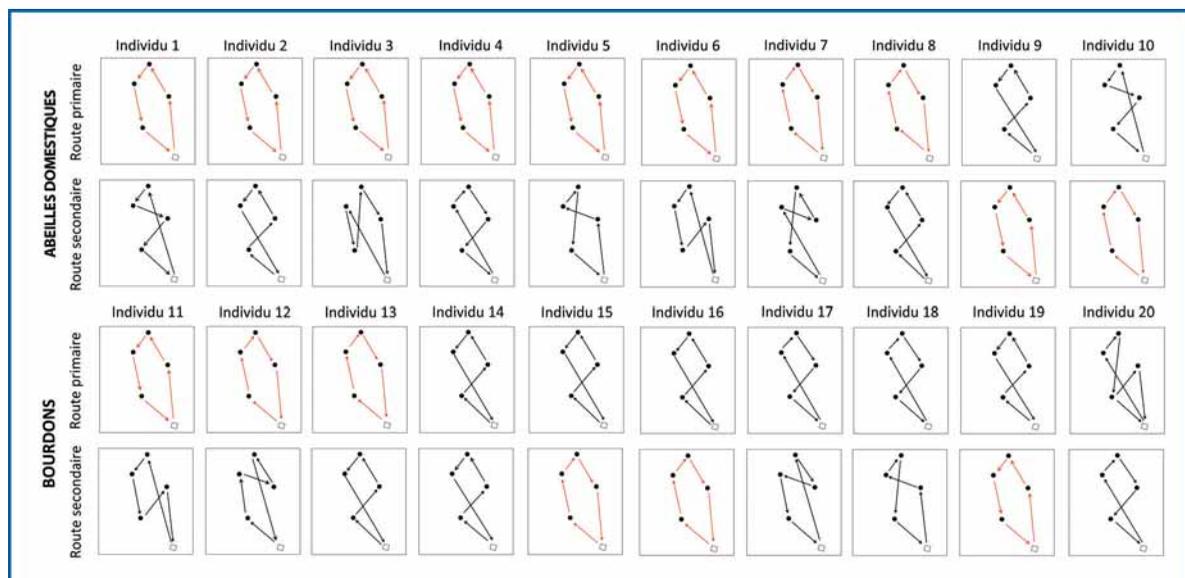


Figure 4 : Géométrie des routes primaires et secondaires pour chaque individu. Les points noirs représentent les fleurs ; le carré blanc représente le nid (voir détails en Fig. 2A). Les flèches indiquent la direction dans laquelle l'individu s'est déplacé. Pour chaque individu, (abeilles : individu 1-10, bourdons : individu 11-20) la séquence de quatre fleurs (sans revisite) la plus souvent utilisée (route primaire) et la deuxième plus utilisée (route secondaire) sont montrées. Les séquences optimales (minimisant les distances de trajet) sont en rouge.

17.2 ± 0.9 m, bourdons : 15.6 ± 0.4 m ; W = 67, P = 0.218), et visité un nombre de fleurs similaire par essai (abeilles : 3.7 ± 0.2, bourdons : 3.9 ± 0.1 ; W = 47, P = 0.875). Cependant, les abeilles ont réalisé significativement plus de revisites aux fleurs par essai (abeilles : 7.5 ± 1.2, bourdons : 1.3 ± 0.2 ; W = 100, P < 0.001) et étaient généralement moins efficaces que les bourdons, comme cela est indiqué par leur plus grand ratio entre la distance totale voyagée et le nombre de fleurs visitées par essai (abeilles : 4.9 ± 0.3 m/fleur, bourdons : 4.1 ± 0.1 m/fleur ; W = 0, P = 0.023).

Les abeilles et les bourdons ont montré des fréquences d'utilisation de routes similaires. Les 20 individus ont utilisé au moins une route plus souvent que prédit par le hasard (≥ 4 fois dans les 30 essais). Les butineuses des deux espèces ont utilisé une route primaire dans 35 ± 3 % de leurs essais (W = 42.5, P = 0.593) et une route secondaire dans 14.8 ± 1.4 % de leurs essais (W = 30.5, P = 0.140). Elles ont montré des dynamiques d'établissement de routes similaires, en découvrant les quatre fleurs après 3.8 ± 0.5 essais (W = 66.5, P = 0.221) et en commençant à utiliser leur route primaire après 8.05 ± 0.62 essais (W = 50, P = 1). Cependant, une plus grande proportion d'abeilles que de bourdons a utilisé une séquence optimale minimisant les distances de trajet entre toutes les fleurs (8 abeilles contre 3 bourdons) et a fixé cette route (5 abeilles contre 3 bourdons).

Discussion

Dans cette étude, je décris une nouvelle approche expérimentale pour étudier les comportements spatiaux des abeilles domestiques butinant sur plusieurs fleurs artificielles en conditions de laboratoire et je compare les performances de ces abeilles à celles de bourdons. Les résultats montrent que les abeilles domestiques, comme les bourdons, tendent à développer des circuits de butinage stables au fur et à mesure qu'ils acquièrent de l'expérience avec la configuration spatiale des fleurs. Bien que les abeilles effectuent plus de revisites aux fleurs déjà vidées, elles sont plus efficaces pour trouver une séquence optimale et la répéter au cours du temps.

Depuis les travaux fondateurs du Prix Nobel Karl von Frisch (1967), la recherche sur la navigation de l'abeille domestique s'est largement focalisée sur la capacité des butineuses à apprendre des routes entre un petit nombre de sites importants, tels que la ruche et un nourrisseur et à communi-

quer cette information aux congénères du nid (Collett et al. 2013). En utilisant des arrangements de fleurs artificielles en laboratoire, j'ai montré que les abeilles domestiques sont capables d'apprendre des circuits de butinage plus complexes, intégrant au moins cinq sites différents (quatre fleurs et le nid). Ce comportement de route présente plusieurs caractéristiques clefs du comportement de « trapline foraging » décrit précédemment chez les bourdons (Lihoreau et al. 2013), certains oiseaux (Tello-Ramos et al. 2015) et mammifères (Lemke 1984 ; Janson 1998) : (1) les butineuses utilisent des séquences de visite aux fleurs de plus en plus similaires avec l'entraînement, se stabilisant parfois en une route unique (Lihoreau et al. 2012a) ; (2) l'établissement de la route est accompagné d'une réduction des revisites aux fleurs récemment vidées (Ohashi et al. 2007) et de la distance de trajet totale (Lihoreau et al. 2010). Dans une étude complémentaire (Buatois and Lihoreau 2016), nous avons observé que (3) l'optimisation de routes par les abeilles domestiques est plus prononcée à grandes échelles spatiales (Lihoreau et al. 2012a), probablement parce que les coûts énergétiques entraînés par l'utilisation de séquences sous-optimales entre des sites distants augmentent l'investissement des butineuses dans l'apprentissage de trajets économiques, une situation qui reflète le butinage inter-patch plutôt que le butinage intra-patch (cette étude). La stratégie individuelle que je décris ici supporte l'idée que les abeilles domestiques utilisent l'information privée et sociale de manière flexible en fonction du contexte (Grüter and Leadbeater 2014). Bien que cette espèce utilise la danse frétilante pour le recrutement de masse de congénères vers les sources de nourriture abondantes situées à plus de 150 m de la ruche, comme un arbre en fleurs ou un nourrisseur (von Frisch 1967), le fourragement en circuit pourrait constituer une stratégie complémentaire afin d'exploiter des ressources à proximité de la ruche, où le recrutement par la danse n'est pas utilisé, ou dans des environnements où les ressources sont moins agrégées ou pas assez larges pour accueillir plusieurs butineuses à la fois, par exemple tôt ou tard dans la saison.

La comparaison directe entre les abeilles domestiques et les bourdons indique que ces deux pollinisateurs ont développé des stratégies de routes similaires pour répondre au problème commun d'exploiter plusieurs ressources florales renouvelables et dispersées dans l'environnement. Dans

notre contexte expérimental, les abeilles avaient tendance à établir des routes légèrement plus rapidement que les bourdons mais faisaient également plus de revisites aux fleurs et étaient moins précises que les bourdons. Bien qu'il soit tentant d'interpréter ces différences par les différences marquées dans l'organisation sociale de ces deux espèces (les abeilles domestiques pourraient être plus rapides et moins précises car elles dépendent également beaucoup du recrutement de masse et de l'apprentissage social pour fourrager), cette conclusion doit être nuancée par le nombre d'observations relativement peu élevé (10 individus de chaque espèce). Des expériences complémentaires avec davantage d'individus sont en cours pour vérifier ce point (Lihoreau et al. in progress).

Le développement et la validation d'une approche expérimentale pour étudier les routes de butinage en conditions contrôlées chez une espèce modèle en neuro-éthologie (Menzel 2012) offrent de nouvelles opportunités pour explorer l'ensemble de la complexité de la cognition spatiale chez l'insecte. Cette méthodologie va également permettre d'adresser la question majeure (et non résolue) : comment les différents éléments de l'environnement sont-ils mémorisés dans leur cerveau miniature ? (Collett et al. 2013 ; Cheeseman et al. 2014).

Les simulations de modèles mathématiques suggèrent que le développement d'un circuit de butinage peut émerger chez des animaux utilisant un simple système de guidage visuel (apprendre une suite de vecteurs de vol joignant différents sites) supporté par l'intégration du trajet et les mémoires visuelles de la scène, sans la nécessité d'apprendre les relations métriques entre tous les sites importants (Lihoreau et al. 2012a ; Reynolds et al. 2013). Donc en théorie, apprendre des segments de route et ré-arranger leur ordre d'utilisation par essai erreur permet une optimisation dynamique de trajectoires de vol complexes et de trouver de nouvelles solutions en réponses aux perturbations environnementales, comme l'addition ou la soustraction de ressources, en utilisant un faible pouvoir de calcul (Lihoreau et al. 2010). Le nouveau paradigme expérimental que je décris pourrait permettre de tester ces hypothèses en disséquant les mécanismes cognitifs impliqués dans des comportements de navigation complexes, par exemple en bloquant de manière sélective les circuits neuronaux dans le cerveau de l'abeille à diffé-

rentes phases de l'apprentissage d'une route (Giurfa 2013). Ces comportements pourraient être évoqués sur des abeilles en contention, par exemple en utilisant des dispositifs de réalité virtuelle qui permettent un contrôle plus précis des stimuli visuels et moteurs et l'enregistrement de l'activité cérébrale durant l'apprentissage d'une route pour identifier les centres des traces de la mémoire (Paulk et al. 2014).

Au contraire de la communication par la danse qui a été décrite seulement chez les abeilles domestiques et certaines abeilles sans dard (Dornhaus and Chittka 1999), la capacité d'utiliser la mémoire individuelle pour localiser et exploiter des sources de nourriture est probablement partagée par une grande diversité d'espèces d'abeilles (Janzen 1971 ; Ohashi et al. 2007 ; Lihoreau et al. 2012a), y compris les espèces les plus avancées socialement (cette étude ; Buatois and Lihoreau 2016), ce qui suggère que l'utilisation de circuits de butinage est un comportement ancestral dans ce groupe d'insectes. Des études comparatives sur des espèces qui présentent différents niveaux de socialité, incluant par exemple des abeilles solitaires, permettront de déterminer l'influence relative de l'écologie de fourragement (exploiter des ressources florales dispersées) et de l'écologie sociale (besoin continu de nourriture pour la colonie) des espèces dans l'évolution de ces stratégies d'apparence complexes et les processus cognitifs qu'elles impliquent.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen pour son soutien pendant mes premières années au Centre de Recherches sur la Cognition Animale de Toulouse. Je remercie également Alexis Buatois (Master 2), Bastien Le Péron (Master 1), Lorène Pacchiano (Master 1) and Lucie Hotier (CNRS apicultrice) pour leur aide dans la préparation des protocoles expérimentaux et la collecte de données. Merci également à Tamara Gomez-Moracho pour les photographies de la figure 1.

Bibliographie

- Anderson DJ. 1983. Optimal foraging and the traveling salesman. *Theor Popul Biol* 24: 145-159.
- Buatois A, Lihoreau M. 2016. Evidence of trapline foraging in honeybees. *J Exp Biol* 219: 2426-2429.
- Cheeseman JF, Millar CD, Greggers U, Lehmann K, Pawley MDM, Gallistel CR, Warman

- GR, Menzel R. 2014. Way-finding in displaced clock-shifted bees proves bees use a cognitive map. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 8949-8954.
- Collett M, Chittka L, Collett TS. 2013. Spatial memory in insect navigation. *Curr Biol* 23: R789-800.
 - Collett TS, Fry SN, Wehner R. 1993. Sequence learning by honeybees. *J Comp Physiol A* 172: 693-706.
 - Cramer AE, Gallistel CR. 1997. Vervet monkeys as travelling salesmen. *Nature* 387:464-464.
 - Dornhaus A, Chittka L. 1999. Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401: 38.
 - Fortuna MA, Garcia C, Guimaraes Jr PR, Bascompte J. 2008. Spatial mating networks in insect-pollinated plants. *Ecol Lett* 11: 490-498.
 - von Frisch K. 1967. The dance language and orientation of bees. Cambridge, MA: Harvard University Press.
 - Giurfa M. 2013. Cognition with few neurons: Higher-order learning in insects. *Trends Neurosci* 36: 285-294.
 - Giurfa M, Vorobyev P, Kevan P, Menzel R. 1996. Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angle and receptor specific contrasts. *J Comp Physiol A* 178: 699-709.
 - Grüter C, Leadbeater E. 2014. Insights from insects about adaptive social information use. *Trends Ecol Evol* 29: 177-184.
 - Janson CH. 1998. Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim Behav* 55: 1229-1243.
 - Janzen DH. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
 - Kapustjansky A, Chittka L, Spaethe J. 2010. Bees use three-dimensional information to improve target detection. *Naturwissenschaften* 97: 229-233.
 - Lemke TO. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65: 538-548.
 - Lihoreau M, Chittka L, Le Comber SC, Raine NE. 2012b. Bees do not use nearest-neighbour rules for optimization of multi-location routes. *Biol Lett* 8: 13-16.
 - Lihoreau M, Chittka L, Raine NE. 2010. Travel optimization by foraging bumblebees through re-adjustments of traplines after discovery of new feeding locations. *Am Nat* 176: 744-757.
 - Lihoreau M, Raine NE, Reynolds AM, Stelzer RJ, Lim KS, Smith AD, Osborne JL, Chittka L. 2013. Unravelling the mechanisms of trapline foraging in bees. *Commun Integr Biol* 6: e22701.
 - Lihoreau M, Raine NE, Reynolds AM, Stelzer RJ, Lim KS, Smith AD, Osborne JL, Chittka L. 2012a. Radar tracking and motion-sensitive cameras on flowers reveal the development of pollinator multi-destination routes over large spatial scales. *PLoS Biol* 10: e100139.
 - Mac Gregor JM, Chu Y. 2010. Human performance on the Traveling Salesman and related problems: A reviews. *J Probl Solving* 3: Article 2.
 - Menzel R. 2012. The honeybees as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Rev Neurosci* 13:758-768.
 - Najera DA, McCullough EL, Jander R. 2012. Interpatch foraging in honeybees – rational decision making at secondary hubs based upon time and motivation. *Anim Cognit* 15: 1195-1203.
 - Ohashi K, Thomson JD. 2005. Efficient harvesting of renewing resources. *Behav Ecol* 16: 592-605.
 - Ohashi K, Thomson JD, D'Souza D. 2007. Trapline foraging by bumble bees: IV. Optimization of route geometry in the absence of competition. *Behav Ecol* 18: 1-11.
 - Paulk A, Stacey JA, Pearson TWJ, Taylor GJ, Moore RJD, Srinivasan MV, van Swinderen B. 2014. Selective attention in the honeybee optic lobes precedes behavioral choices. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 5006-5011.
 - Possingham HP. 1989. The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *Am Nat* 133: 42-62. R Development Core Team. 2014.
 - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
 - Reynolds AM, Lihoreau M, Chittka L. 2013. The foraging method of individual honey-bees *PloS Comput Biol* 9: e1002938.
 - Ribbands CR. 1949. The foraging method of individual honey-bees. *J Anim Ecol* 18: 47-66

- Saleh N, Ohashi K, Thomson JD, Chittka L. 2006. Facultative use of the repellentscent mark in foraging bumblebees: complex versus simple flowers. *Anim Behav* 71: 847-854.
- Shih HT, Mok HK. 2000. ETHOM: event-recording computer software for the study of animal behavior. *Acta Zoologica Taiwanica* 11: 47-61.
- Tello-Ramos MC, Hurly TA, Healy SD. 2015. Traplining in hummingbirds: flying short-distance sequences among several locations. *Behav Ecol* 26: 812-819
- Thomson JD. 1996. Trapline foraging by bumblebees: I. Persistence of flight-path geometry. *Behav Ecol* 7: 158-164.
- Zhang SW, Bartsch K, Srinivasan MV. 1996. Maze learning by honeybees. *Neurobiol Learn Mem* 66: 267-282.

Introduction

Animals exploiting patchily distributed resources that replenish over time face complex foraging problems. Social bees, for instance, often visit multiple flower patches scattered over several kilometres to collect enough nectar and pollen for their colony (von Frisch 1967). Finding an efficient route between multiple food resources is an optimization task akin to the well-known Travelling Salesman Problem in mathematics, for which there is no simple solution (Anderson 1983). In this problem, the task is to find the shortest route to connect a set of locations and return to the origin, passing exactly once through each location. Since the number of possible routes increases factorially with the number of locations to visit (e.g. 24 routes for 4 locations, $> 3 \cdot 10^6$ routes for 10 locations), this problem becomes rapidly difficult (if not impossible) to solve for large numbers of locations. As such, it has been proposed that animals, including us humans (Mac Gregor and Chu 2010), use simple movement rules to find reasonably good solutions with limited time and computational power (Janzen 1971; Cramer and Gallistel 1997).

“Honey bees, just like bumblebees, tend to develop efficient traplines to collect sucrose rewards from multiple feeding locations”

Recent studies on bumblebees (Fig. 1A) foraging on artificial flowers show how individuals often develop near optimal circuits minimizing travel distances between flowers, as they gain experience with the spatial configuration of the feeding locations (Ohashi et al. 2007; Lihoreau et al. 2010; Lihoreau et al. 2012a). This routing behaviour, referred to as “trapline foraging” (in analogy with hunters checking their traps along familiar routes), involves the acquisition of spatial memories that can last for several days or weeks (Thomson 1996). While field observations and theoretical models (Possingham 1989; Ohashi and Thomson 2005) suggest that this routing behaviour is taxonomically widespread among central place foraging pollinators, such as honey bees (Ribbands 1949), euglossine bees (Janzen 1971), hummingbirds (Tello-Ramos et al. 2015), but also some frugivore bats (Lemke 1984) and monkeys (Janson 1998), so far experimental research on trapline foraging have been limited to two species of bumblebees (*Bombus terrestris* and *B. impatiens*) (Lihoreau et al. 2013).

Ultimately, comparative studies of the complex spatial strategies of pollinators may help understand patterns of pollen flow as well as their consequences on plant populations dynamics and species assemblages (Fortuna et al. 2008).

The domestic honey bee (*Apis mellifera*; Fig. 1B) is a choice species to address this question both because it is a major pollinator worldwide and a model species in neuro-ethology (Menzel 2012). Honey bees are phylogenetically and ecologically close to bumblebees. Both insects are generalists (feed from a wide diversity of flowers) and social. Honey bees and bumblebees live in colonies characterised by a division of labour between breeders (queen and males) and non-breeders (workers), among which the foragers collect floral nectar and pollen to feed the colony. Despite these similarities, the two species differ by their colony size (bumblebee: < 500 individuals, honey bee: < 80000 individuals) and their communication systems. In contrast to bumblebees, honey bees workers share foraging information using a symbolic

language (the “waggle dance”) that indicates the location of resources discovered more than approximately 150 m away from the hive (von Frisch 1967). Since the description of this unique communication system, research on honey bee navigation have mainly focused on how foragers learn to fly back and forth between the hive and one (or two) feeding location and how they communicate this information (Collett et al. 2013). However, in nature, honey bees may often visit hundreds of flowers during a foraging trip (von Frisch 1967), thereby creating ample opportunities for foragers to simultaneously exploit multiple flower patches or plants, and develop routes between familiar sites.

Early field observations suggest that individual honey bees confine their foraging activities to relatively stable groups of plants over many successive days (Ribbands 1949). More recent experimental studies indicate that foragers can learn flight sequences between different visual landmarks to solve mazes (Collett et al. 1993 ; Zhang et al. 1996) and discriminate the direction of specific feeding locations from different

starting points (Najera et al. 2012), thus supporting the idea that honey bees have all the cognitive abilities required to develop traplines.

Here I examined the ability of honey bees to establish traplines and compared their routing performances to that of bumblebees tested in the same experimental conditions. I observed individually marked honey bees and bumblebees exploiting four artificial flowers over 30 consecutive foraging bouts in a large flight room. Because honey bees and bumblebees have similar ecologies, I hypothesised that the two species would exhibit similar routing strategies. Any behavioural difference between the two species would reflect major differences in their cooperative foraging system.

Methods

Honey bees

I used a small honey bee colony (*Apis mellifera* ; Fig. 1B) raised at our experimental apiary in Toulouse (University Paul Sabatier, France). The colony contained a queen and approximately 2000 workers in an observation hive.

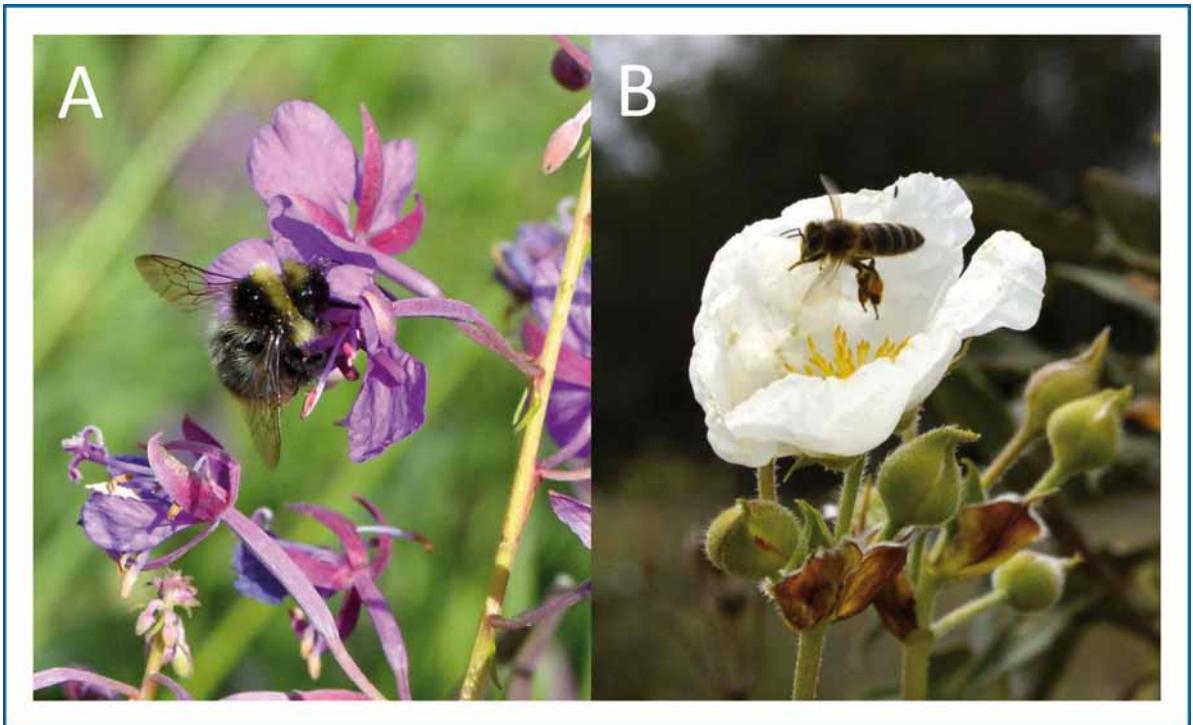


Fig. 1 : **A.** Buff-tailed bumblebee (*Bombus terrestris*) forager collecting nectar. **B.** honey bee (*Apis mellifera*) forager collecting pollen. Credit : Tamara Gomez-Moracho.

The bumblebee colony (*Bombus terrestris*; **Fig. 1A**) was commercially obtained from Biobest (Belgium) and maintained in a wooden bipartite nest box. Both the honey bee hive and the bumblebee nest box were equipped with a transparent entrance tube fitted with gates to precisely control the traffic of foragers. The colonies were provided with *ad libitum* defrosted pollen directly into the nests. Workers collected sucrose solution (40% w/w) from artificial flowers in the flight room.

Flight room and artificial flowers

The experiments were conducted in spring 2015 in a 7×5 m flight room (**Fig. 2A**) equipped with 12 wide spectrum LED lights (6500K, Philips) replicating natural sunlight. Four posters uniquely characterized by a bicolored pattern were placed on the room's walls to provide 2D visual landmarks to the bees (**Fig. 2B**). Each flower consisted of a 6 cm diameter blue landing platform sitting on a 10 cm high transparent plastic cylinder attached to a clamp stand 50 cm above ground (**Fig. 2C**). A yellow mark in the middle of the landing platform indicated the

location of a controlled volume of sucrose solution dispensed using an electronic micropipette (Handystep).

Flower arrangement

Bees were tested in a four-flower array (**Fig. 2A**) yielding 24 (!) possible flower visitation sequences. The spatial configuration of flowers was generated using a computer algorithm to maximise the discrepancy between the two optimal sequences minimising path length to visit all flowers (F1-F2-F3-F4 or F4-F3-F2-F1) and the sequence simply linking all unvisited nearest neighbour flowers (F1-F4-F5-F2) (Lihoreau et al. 2012b). The distance between neighbour flowers ranged from 1.48 to 6.27 m. Since *A. mellifera* and *B. terrestris* workers detect visual targets from a background subtending a visual angle larger than about 5° (Giurfa et al. 1996; Kapustjansky et al. 2010), I assume that bees could visually detect the 50 cm high flowers from any location in the room. The small spatial scale of the experimental array strictly prevented dance communication between honey bees (von Frisch 1967).

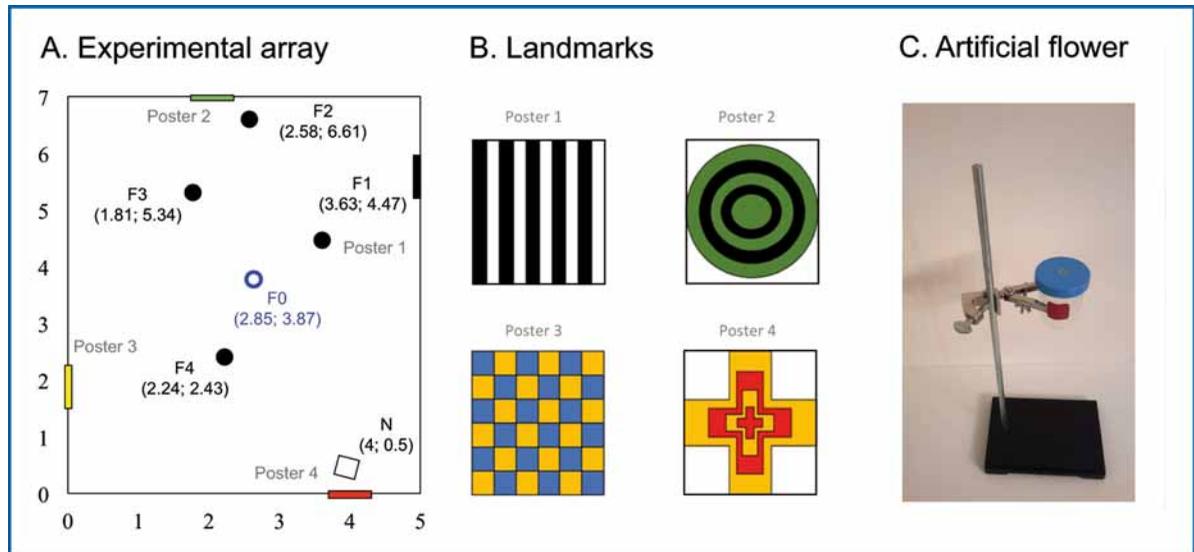


Fig. 2 : **A.** Experimental array of flowers in the flight room. N is the nest location, F0 the location of the pre-training flower, F1-F4 the locations of the training flowers, and posters 1-4 the locations of the visual landmarks. Numbers in parentheses are Cartesian coordinates (m). A bee using an optimal sequence would fly F1-F2-F3-F4 or F4-F3-F2-F1. **B.** Appearance of the geometric-patterned posters. Each poster (dimension A0) was positioned on a different wall of the flight room, providing 2D visual landmarks to bees. **C.** Design of the artificial flowers. Flowers consisted of a blue plastic landing platform sitting on a transparent plastic cylinder, hold 50 cm above ground with a clamp stand. A yellow mark in the middle of the landing platform indicated the location of a precise volume of sucrose reward.

Experimental procedure

Bees were pre-trained on a flower that provided *ad libitum* sucrose solution (refilled as many times as necessary) and marked with acrylic paint on the thorax for individual identification (von Frisch 1967). Once a bee made regular foraging bouts (foraging trip starting and ending at the nest), its nectar crop capacity was estimated (32 – 185 μL , $N = 20$ bees) by measuring the average total amount of nectar collected by that bee over three foraging bouts (Lihoreau et al. 2010).

The bee was then tested for 30 consecutive foraging bouts on the same day (ca. 6h of observation) in the four-flower array (**Fig. 2A**). At each foraging bout, each flower provided 1/4th of the bee's crop capacity. Flowers were refilled with sucrose solution at the beginning of each bout. Between testing bees, flowers were cleaned with ethanol (70% w/w) to remove chemical cues that could influence the next foragers (Saleh et al. 2006). In total, I tested 10 honey bees and 10 bumblebees.

Data collection and analysis

All data were collected using the software Ethom (Shih and Mok 2000), which allows to record behavioural sequences by direct observation by an experimenter. For each foraging bout of each bee I recorded the time when the bee left the nest, each time it landed on a flower, took off a flower, and the time when it returned to the nest. From these data I computed the total duration of a foraging bout, the number of different flowers visited per bout, the number of revisits to the same flowers per bout, the time spent landed on flowers (summed duration of all flower visits), the time spent flying (total duration of foraging bout – time spent on flowers), and estimated the total distance travelled (sum of straight lines linking flowers, starting and ending at the nest location). All statistical analyses were run in R v. 3.1.2 (R Development Core Team 2014). Comparisons of behavioural data were made using paired (V) or unpaired (W) Wilcoxon tests. Means are given \pm standard errors.

Results

Routing performance of honey bees

I tested 10 honey bees for 30 successive foraging bouts each in the four-flower array.

On average, honey bees discovered all flowers within 3.9 ± 0.59 foraging bouts. Honey bees reduced the duration of their foraging bouts (first five bouts: 244.1 ± 29.8 s, last five bouts: 170.9 ± 18.4 s; $V = 77$, $P = 0.043$), increased the number of different flowers visited per bout (first five bouts: 2.8 ± 0.2 , last five bouts: 3.7 ± 0.2 ; $V = 15$, $P = 0.007$) and reduced the number of revisits to the same flowers (first five bouts: 13.9 ± 1.6 , last five bouts: 7.5 ± 1.1 ; $V = 85$, $P = 0.009$) between the beginning and the end of training. All honey bees used a “primary” route (most frequent four-flower sequence excluding revisits) in $34 \pm 5\%$ of all their foraging bouts and a “secondary” route (second most frequent four-flower sequence excluding revisits) in $13 \pm 2\%$ of their bouts (**Fig. 3**).

Honey bees started to use their primary route within 8.2 ± 1.03 foraging bouts. 80% of them (8 out of 10) chose an optimal sequence minimizing travel distance as their primary route (**Fig. 4**), and five fixed that route (used it at least three times in a row towards the end of training). The other 20% of honey bees (2 out of 10) used an optimal sequence as their secondary route (**Fig. 4**).

Routing performance of bumblebees

I then tested 10 bumblebees in the same task as honey bees. On average, bumblebees discovered the four flowers within 3.2 ± 0.7 foraging bouts. Bumblebees reduced the duration of their foraging bouts (first five bouts: 206.7 ± 13.6 s, last five bouts: 131.2 ± 5.3 s; $V = 100$, $P < 0.001$), increased the number of flowers visited per bout (first five bouts: 3.4 ± 0.1 , last five bouts: 3.9 ± 0.1 ; $V = 12$, $P = 0.003$), reduced the number of revisits to flowers (first five bouts: 5.8 ± 0.8 , last five bouts: 1.3 ± 0.2 ; $V = 100$, $P < 0.001$) between the beginning and the end of training. Bumblebees used their primary route in $36 \pm 3.8\%$ of all their foraging bouts and their secondary route in $16.7 \pm 1.8\%$ of the bouts (**Fig. 3**). Bumblebees started to use their primary route within 7.9 ± 0.7 foraging bouts. 30% of them (3 out of 10) chose an optimal sequence as their primary route. These three bumblebees fixed their route towards the end of training. Another 30% of the bumblebees (3 out of 10) used an optimal sequence as their secondary route (**Fig. 4**). The remaining 40% of bumblebees (4 out of 10) selected different suboptimal sequences as both primary and secondary routes (**Fig. 4**).

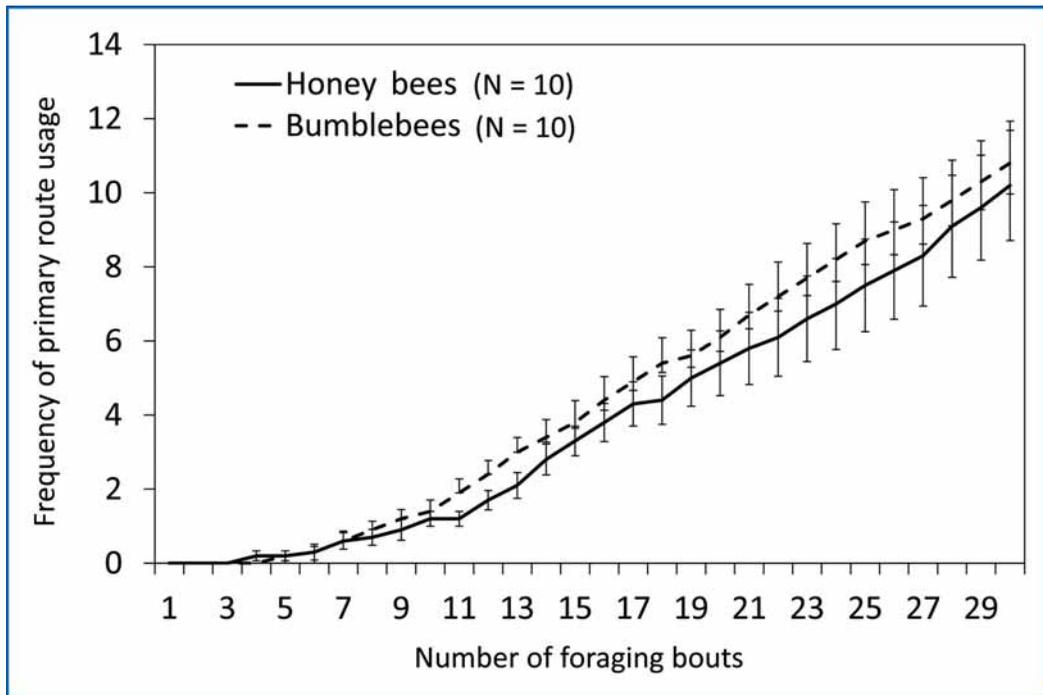


Fig. 3: Dynamics of trapline establishment by honey bees and bumblebees. The plot shows the average cumulated frequency of primary route usage (four-flower visitation sequence excluding revisits, see details in Fig. 4). Error bars indicate standard errors. N is the number of bees tested.

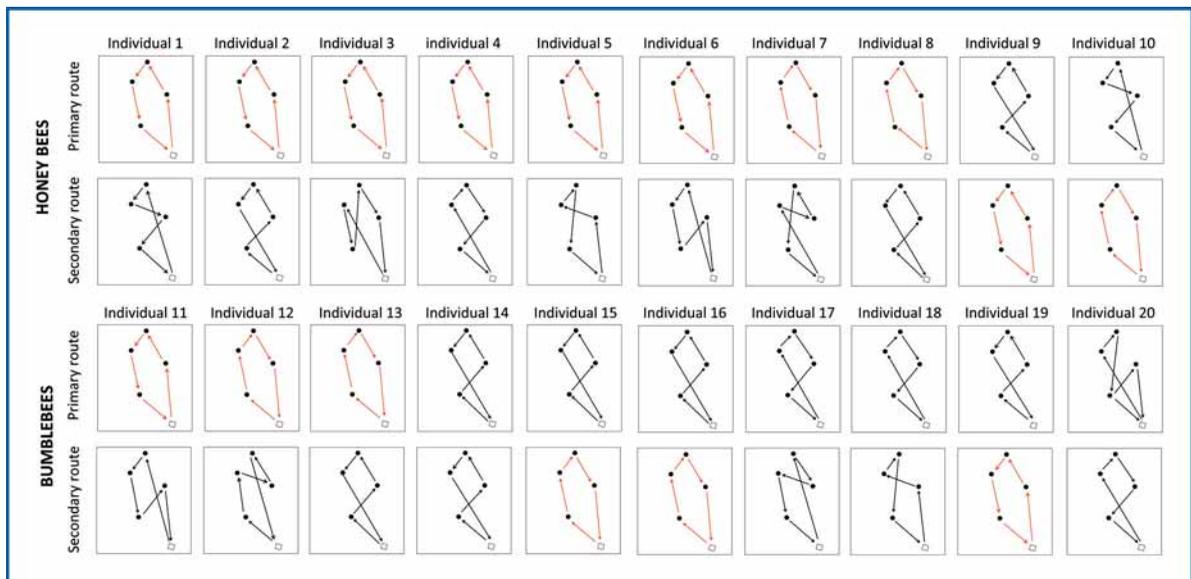


Fig. 4: Geometry of primary and secondary routes for each individual bee. Black dots represent flowers; the white square is the nest (see details in Fig. 2A). Arrows indicate the direction in which the bee moved. For each bee (honey bees: individual 1-10, bumblebees: individual 11-20) the most often (primary route) and second most often (secondary route) four-flower visitation sequence excluding revisits are showed. Optimal sequences minimising travel distances are highlighted in red.

Comparison between honey bees and bumblebees

Testing honey bees and bumblebees in the same experimental conditions enabled me to make a direct comparison of their routing performances. By the end of training (five last foraging bouts), honey bees and bumblebees made foraging bouts of similar duration (honey bees: 170.9 ± 18.5 s, bumblebees: 131.2 ± 5.3 s; $W = 71$, $P = 0.123$), travelled similar distances per bout (honey bees : 17.2 ± 0.9 m, bumblebees: 15.6 ± 0.4 m; $W = 67$, $P = 0.218$), and visited similar numbers of flowers per bout (honey bees: 3.7 ± 0.2 , bumblebees : 3.9 ± 0.1 ; $W = 47$, $P = 0.875$). However, honey bees made more revisits to flowers per bout (honey bees: 7.5 ± 1.2 , bumblebees : 1.3 ± 0.2 ; $W = 100$, $P < 0.001$) and were therefore generally less efficient than bumblebees, as revealed by their higher ratio of total travelled distance per number of different flowers visited per bout (honey bees: 4.9 ± 0.3 m/flower, bumblebees: 4.1 ± 0.1 m/flower ; $W = 80$, $P = 0.023$).

Honey bees and bumblebees showed similar frequencies of route usage. All 20 individuals used at least one route more often than expected by chance (≥ 4 times out of 30 foraging bouts). Foragers of both species used a primary route in $35 \pm 3\%$ of all their foraging bouts ($W = 42.5$, $P = 0.593$) and a secondary route in $14.8 \pm 1.4\%$ of the bouts ($W = 30.5$, $P = 0.140$). They also showed similar dynamics of route establishment, discovering the four flowers within 3.8 ± 0.5 foraging bouts ($W = 66.5$, $P = 0.221$) and starting to use their primary route within 8.05 ± 0.62 foraging bouts ($W = 50$, $P = 1$). Nonetheless, a higher proportion of honey bees used an optimal sequence minimizing overall travel distances between all flowers (8 honey bees versus 3 bumblebees), and ultimately fixed that route (5 honey bees versus 3 bumblebees).

Discussion

In this study, I describe a new experimental approach to investigate the spatial behaviour of honey bees foraging on multiple artificial flowers in the lab and compare their performances to that of bumblebees. The results show that honey bees, like bumblebees, tend to develop stable foraging routes as they gain experience with the spatial configuration of flowers. While honey bees tend to make more revisits to empty flowers, they are

generally more efficient at finding an optimal sequence to link the different flowers and following it over successive foraging bouts.

Since the seminal work of the Nobel Prize recipient Karl von Frisch (1967) on the waggle dance, research on honey bee navigation has mainly focused on the ability of foragers to learn routes between few important locations, such as the hive and a feeder, and to communicate this information to their nestmates (Collett et al. 2013). Using arrays of artificial flowers in controlled laboratory conditions, I showed that honey bees can learn more complex foraging circuits integrating at least five different locations (four flowers and the hive). This routing behaviour meets several key features of trapline foraging as previously described in bumblebees and some other insects (Lihoreau et al. 2013), birds (Tello-Ramos et al. 2015) and mammals (Lemke 1984; Janson 1998) feeding on flowers: **(1)** honey bees used flower visitation sequences that became increasingly similar with training, often stabilising into a unique route (Lihoreau et al. 2012a); **(2)** route establishment was accompanied by a reduction of revisits to empty flowers (Ohashi et al. 2007) and a reduction of overall travel distances (Lihoreau et al. 2010). In a companion study (Buatois and Lihoreau 2016), we observed that **(3)** route optimisation by honey bees was more pronounced at larger spatial scales in field conditions (Lihoreau et al. 2012a), presumably because the energetic costs of flying long (suboptimal) routes between distant feeding locations increases the investment of foragers in route learning, a situation reflecting between-patch foraging rather than within patch foraging (this study). The individual foraging strategy I describe here supports growing evidence that honey bees flexibly use private and social information in a context-dependent manner (Grüter and Leadbeater 2014). While honey bees famously use the waggle dance for mass recruitment of nestmates to large food resources, such as a blooming tree or a feeder located more than 150 m from the hive (von Frisch 1967), trapline foraging may efficiently complement cooperative foraging to exploit resources in the vicinity of the hive where dance recruitment does not occur, or in environments when resources are less clumped or not large enough to sustain multiple foragers at once, for instance early or late in the season.

Comparing honey bees and bumblebees in the same experimental conditions indicates that these two central place foraging pollinators have evolved similar routing strategies to solve the common challenge of exploiting multiple replenishing floral resources scattered in space. In our experimental context, honey bees tended to establish routes slightly faster than bumblebees but also made more revisits to flowers and therefore were less accurate than bumblebees. While it is tempting to interpret these behavioural differences by the differences of foraging ecology of these two species (i.e. honey bees may be faster and less accurate than bumblebees because they also extensively rely on mass recruitment and social learning), this conclusion should be nuanced by the relatively low sample size (10 individuals in each species). Complementary experiments with more bees and different arrays of flowers are currently being conducted to address this point (Lihoreau et al. in progress).

The development and validation of an experimental approach for studying trapline foraging under controlled conditions in a model species for cognition research (Menzel 2012) holds considerable promises to start exploring the full complexity of spatial cognition in insects. This methodology might also help addressing the major unresolved question: how do features of the environment are memorised in their miniature brains? (Collett et al. 2013; Cheeseman et al. 2014).

Simulations of mathematical models suggest that trapline development can emerge in animals using a simple route based guidance system (learning a suite of vector flights joining different locations) supported by path integration and visual memories, without the necessity of learning metric relationships between all main locations (Lihoreau et al. 2012a; Reynolds et al. 2013). Thus in theory, learning of route segments and gradual rearrangement of their utilisation order allows for a dynamic optimisation of complex flight paths and finding of novel solutions in responses to environmental perturba-

tions, such as the addition or removal of resources, with only minimal computational power (Lihoreau et al. 2010). The new experimental paradigm I describe may provide a way to test these hypotheses by further dissecting the cognitive mechanisms involved in complex spatial navigation, for instance by selectively blocking neural circuits in the bee brain at different phases of route learning (Giurfa 2013). These behaviours could even be simulated in tethered bees, for instance using virtual reality setups that allow for a more precise control of visual and motor stimuli and record brain activity during route learning to identify potential centers of memory traces (Paulk et al. 2014).

In contrast to dance communication that has been described only in honey bees and some stingless bees (Dornhaus and Chittka 1999), the ability to rely on individual memories to search and exploit foods is likely observed in a large diversity of bee species (Janzen 1971; Ohashi et al. 2007; Lihoreau et al. 2012a), including the most socially advanced (this study; Buatois and Lihoreau 2016), suggesting that trapline foraging is ancestrally shared in this group of insects. Future comparative studies on species exhibiting different levels of sociality, including the ecologically important solitary bees species, will tease apart the influence of the foraging ecology (foraging on scattered floral resources) and the social ecology (continuous need of food for the colony) of species in the evolution of these seemingly complex foraging strategies and the cognitive processes sustaining them.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for its invaluable support during my early years at the Recent Center on Animal Cognition of Toulouse. I also thank Alexis Buatois (Master 2), Bastien Le Péron (Master 1), Lorène Pacchiano (Master 1) and Lucie Hotier (CNRS Beekeeper) for their help with data collection. Thank you also to Tamara Gomez-Moracho for the pictures of figure 1.

Incorporation d'outils : quand le corps fait un avec les objets

Lucilla CARDINALI

*Post-doctorante, Istituto Italiano di Tecnologia (IIT),
U-VIP (Unit for Visually Impaired People)*

Résumé

L'utilisation d'outils est l'une des activités les plus développée chez l'homme. Bien que d'autres animaux montrent une capacité à utiliser des objets et, certains même à créer de vrais outils, chez l'homme le développement technologique atteint des niveaux incomparables. De plus, avec la technologie « portative » la frontière entre corps et outils se fait de plus en plus mince. Comment le cerveau réagit-il à ce défi ? Mes recherches se sont portées sur les possibles réponses à cette question. Plus précisément j'ai étudié l'incorporation des outils, c'est-à-dire la possibilité que les outils soient traités par le cerveau comme de véritables parties du corps. J'ai pu montrer comment un objet aussi simple qu'une pince mécanique peut être incorporé dans la représentation du corps et de soi. Ensuite, j'ai étudié les effets que cela produit sur la perception visuelle et tactile, sur et autour du corps ainsi que les réseaux cérébraux impliqués dans l'incorporation des objets.

Mots-Clés

Représentation corporelle, utilisation d'outils, représentation spatiale, sens de soi, perception tactile, perception visuelle

Tool incorporation: when an object becomes a body part

Abstract

Tool use is a skill uniquely developed in humans. While many other animal species have shown tool use and some even tool making skills both in the lab and in the wild, the level of technological development we reached is unmatched. Moreover, the last decade has seen a shift toward wearable technologies with which the boundary between the human body and the object become thinner and thinner. How does the brain deal with the challenge of acquiring new motor control skills on one side and maintaining a stable and veridical representation of the body? My research addressed these questions and in particular the one of whether tools can be incorporated and become as body parts. I have shown how a simple tool such as a mechanical grabber is incorporated into the representation of the body and the self. I then proceeded to investigate the perceptual consequences of such incorporation by focusing on modifications in visual and tactile perception on and around the body.

Keywords

Body representation, tool use, space representation, sense of self, tactile perception, visual perception

Notre corps est le principal moyen d'interaction avec l'environnement mais aussi le cadre de référence pour toutes nos expériences. La façon dont nous percevons l'espace qui nous entoure, les objets qui s'y trouvent, dépend

de l'état de notre corps. Par exemple, un objet est perçu comme étant lointain ou près de nous selon que l'on puisse l'atteindre ou pas, ce qui dépend de la longueur de notre bras, de sa position etc. De même, l'état de notre corps change constamment. Dès la naissance, la forme et la taille de

notre corps se modifie. Le changement de posture et configuration sont d'autant plus fréquents et soudains lorsque l'on se meut. En conséquence, la représentation du corps dans le cerveau doit être constamment mise à jour. Il est donc très important de comprendre comment le cerveau réagit à tous les changements du corps au cours de notre vie et ce point précis a largement motivé mes dernières recherches. L'utilisation d'outils est une situation très commune et intéressante dans laquelle on peut observer un changement important et soudain dans la morphologie du corps.

La capacité à utiliser des outils est particulièrement développée dans le cerveau de l'homme. Même si d'autres espèces animales (comme par exemple les chimpanzés et les corbeaux) présentent des comportements d'utilisation d'outils dans leurs environnements, leurs capacités sont considérablement plus limitées.

La capacité du cerveau à incorporer les outils et à les traiter comme

des parties du corps représente l'incomparable habileté de l'homme dans l'utilisation de ceux-ci. Comprendre comment le cerveau y parvient nous permettrait d'acquérir une connaissance plus profonde de son fonctionnement. Dans le monde dans lequel nous viv(r)ons, savoir utiliser correctement des outils est crucial pour une vie satisfaisante et productive. La plupart des activités humaines, telles que travailler, diner, jouer ou pratiquer un sport, requièrent la maîtrise d'un ou plusieurs outils qui ne sont plus les simples pierres utilisées par nos ancêtres, mais qui au contraire peuvent être très sophistiqués et complexes comme, par exemple, les robots chirurgicaux. Même si ces activités nécessitent l'utilisation d'outils, elles sont toutes très différentes, elles induisent un changement soudain de la forme et de la structure de notre corps afin d'élargir le répertoire d'actions au-delà des limites physiques de celui-ci.

J'ai conduit une série d'études (Cardinali et al., 2011, 2009, 2012, 2006a, 2006b) qui a montré, pour la première fois, comment la représentation corporelle pour l'action est capable d'incorporer

des outils et mettre à jour la connaissance de la forme et de la structure du bras de façon rapide et précise. Pour mettre en évidence une telle incorporation, j'ai enregistré le profil cinématique (c'est-à-dire vitesse, accélération et décélération) de plusieurs mouvements de préhension effectués avant et après une période d'utilisation d'outil. L'hypothèse qui a conduit à ces études fut la suivante : si le cerveau, lors de l'utilisation d'un outil, est capable de l'incorporer dans la représentation du bras, alors le bras-même devrait être représenté comme étant plus long après utilisation. Si cette hypothèse est vérifiée, on observera des différences dans la cinématique des mouvements produits après utilisation de l'outil par rapport à la cinématique des mouvements produits avant celle-ci. Les résultats ont confirmé cette hypothèse : les mouvements enregistrés après utilisation d'outils montraient un profil cinématique indiquant une élongation de la représentation du bras, de même lorsque l'on compare les mouvements d'une personne ayant un bras long avec ceux d'une personne ayant un bras court.

des mouvements enregistrés après utilisation d'outils montraient un profil cinématique indiquant une élongation de la représentation du bras, de même lorsque l'on compare les mouvements d'une personne ayant un bras long avec ceux d'une personne ayant un bras court.

Cela confirme qu'à chaque utilisation d'un outil, le cerveau prend en considération la caractéristique structurelle de l'outil et l'intègre dans la représentation du bras qui le contrôle. Cette plasticité advient lorsque la personne saisit l'outil et se manifeste d'une façon spécifique pour chaque objet. En particulier, les effets plastiques seront différents pour un outil qui « rallonge » un bras par rapport à un autre qui rallonge les doigts de la main (Cardinali et al, 2016a).

Pendant mon post doctorat au sein du Brain and Mind Institute (Western University) j'ai poursuivi ma recherche sur deux thématiques. La première se concentrait sur les bases neuronales de l'incorporation d'outils dans la représentation corporelle. J'ai, plus spécifiquement, essayé de comprendre si les mêmes aires corticales qui sont engagées dans la production de mouvements avec les mains sont responsables du contrôle des outils. La deuxième thématique concernait la possibilité que les outils ne soient

“ La capacité du cerveau à incorporer les outils et à les traiter comme des parties du corps représente l'incomparable habileté de l'homme dans l'utilisation de ceux-ci ”

pas seulement incorporés dans la représentation corporelle mais perçus et vécus comme de véritables parties du corps.

Pour répondre à la première hypothèse, j'ai utilisé la Stimulation Magnétique Transcrânienne (TMS), technique acquise pendant ma thèse, et pas encore pratiquée au sein du Laboratoire du Dr Cuhlam avant mon arrivée. J'ai, notamment utilisé la TMS pour étudier si les effets au niveau cinématique que j'avais observé après utilisation d'outils étaient accompagnés d'une réorganisation du cortex moteur (M1), l'aire du cerveau qui commande les muscles de notre corps. Certains muscles de la main et du bras sont plus souvent activés ensemble que d'autres puisque leur activation coordonnée produit des actions communes (Melgari, Pasqualetti, Pauri, & Rossini, 2008). Par exemple, saisir une tasse requiert normalement une flexion du poignet et une abduction du pouce. Comme l'utilisation d'un outil modifie la biomécanique du bras, mon hypothèse était que les change-

ments structurels du bras s'accompagnaient d'une réorganisation de la partie du cerveau qui contrôle les muscles. En délivrant des impulsions de TMS sur 91 points qui couvraient la surface entière de M1 j'ai pu étudier si la collaboration entre muscles spécifiques se réorganisaient, et comment cela se produisait afin de s'adapter à la nouvelle conformation du corps. J'ai pu observer un déplacement dans la topographie de M1 dû au fait que le centre d'activation pour certains muscles était déplacé après utilisation d'un outil témoignant d'une réorganisation rapide de M1.

Le second volet de recherche concernait l'hypothèse selon laquelle un outil pourrait devenir, pour le cerveau, comme une véritable partie du corps, et à un niveau encore plus avancé, comme une partie de soi. Ces quinze dernières années, plusieurs chercheurs ont montré comment les limites du corps mais aussi du « soi » sont étonnamment plastiques. Notre expérience quotidienne en atteste autrement : nous vivons

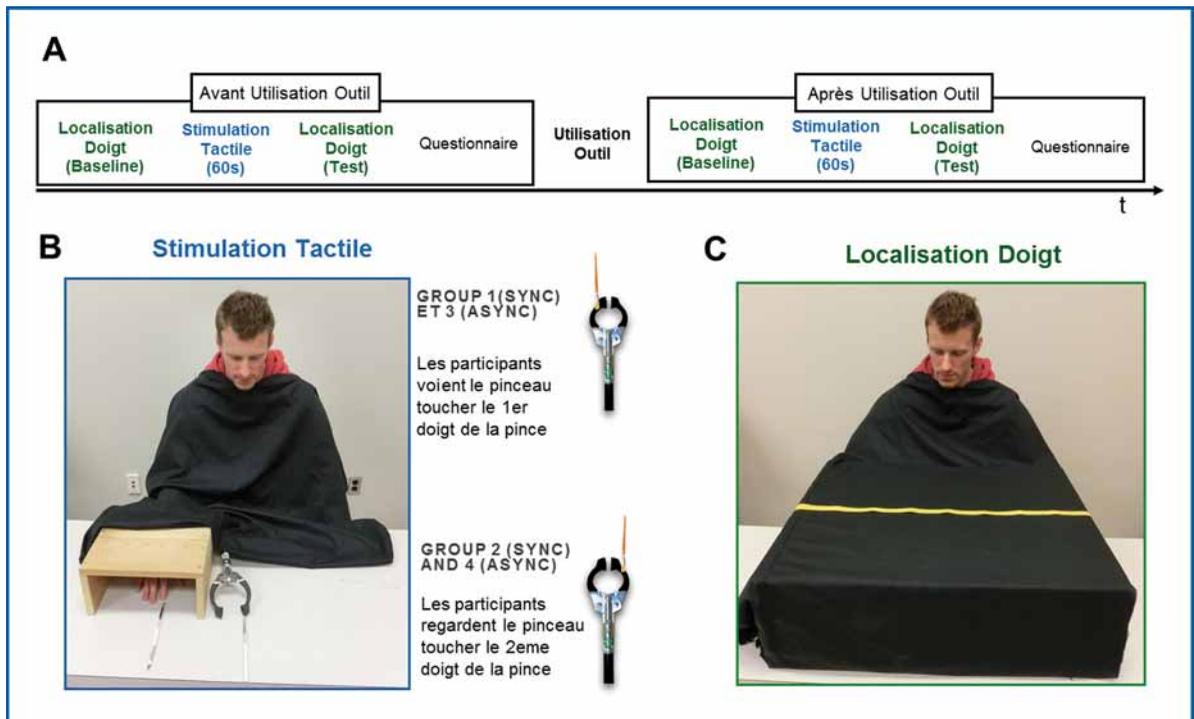


Figure 1 : Représentation schématique du déroulement de l'expérience et matériel. **A.** Les sujets complétaient deux séances identiques, une avant et l'autre après utilisation d'un outil. **B.** Tâche de stimulation tactile : la main droite du sujet était cachée pendant que l'expérimentateur la stimulait avec un pinceau de façon synchrone ou asynchrone avec l'outil. **C.** Localisation du doigt : la main et l'outil cachés, les sujets devaient localiser la position de leur index droit en reportant le numéro correspondant sur un mètre posé sur le cache.

tout en étant parfaitement conscients des parties de notre corps, même lorsqu'on ne les voit pas. Nous ne doutons jamais que nos mains sont à nous, de même, nous ne confondons pas notre corps avec celui d'autrui. Néanmoins, grâce à un certain protocole, nous pourrions amener un individu à ressentir une partie (voire même un corps entier) comme étant la sienne (Botvinick & Cohen, 1998 ; Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004 ; Kammers, Vignemont, Verhagen, & Dijkerman, 2009 ; Tsakiris, Carpenter, James, & Fotopoulou, 2010). Une telle illusion, appelée « *Rubber Hand Illusion* » (*RHI*) est produite tout simplement en demandant au sujet de regarder une fausse main qui est stimulée tactilement pendant que la main du sujet, cachée, est touchée de la même façon.

Cependant, cette illusion ne peut être induite qu'avec de fausses parties du corps mais pas avec des objets tels que des briques en bois, alors même qu'elles ont la même apparence qu'une main (Tsakiris et al., 2010). Néanmoins, même si

les outils n'ont pas de ressemblance visuelle avec le corps, ils peuvent présenter une forte similarité au niveau fonctionnel. J'ai émis l'hypothèse que la similarité fonctionnelle puisse être une caractéristique suffisante pour induire une incorporation de l'outil comme pour la main dans la *RHI* (**Figure 1**). J'ai donc modifié le paradigme classiquement utilisé pour la *RHI* en présentant une pince mécanique à la place d'une fausse main. Cette pince peut être utilisée pour ramasser des objets : lorsque l'utilisateur serre le poignet de la pince, les deux « doigts » se ferment pour saisir un objet.

Les participants étaient assis à une table, leur main droite cachée et la pince visible sur la table. J'ai tout d'abord demandé aux participants de localiser leur index droit dans l'espace (en utilisant une règle posée au-dessus du cache pour la main droite). Ensuite, j'ai utilisé deux pinceaux pour caresser l'index de la main droite et, simultanément, un des « doigts » de la pince. Puis, j'ai demandé aux participants de localiser à nouveau

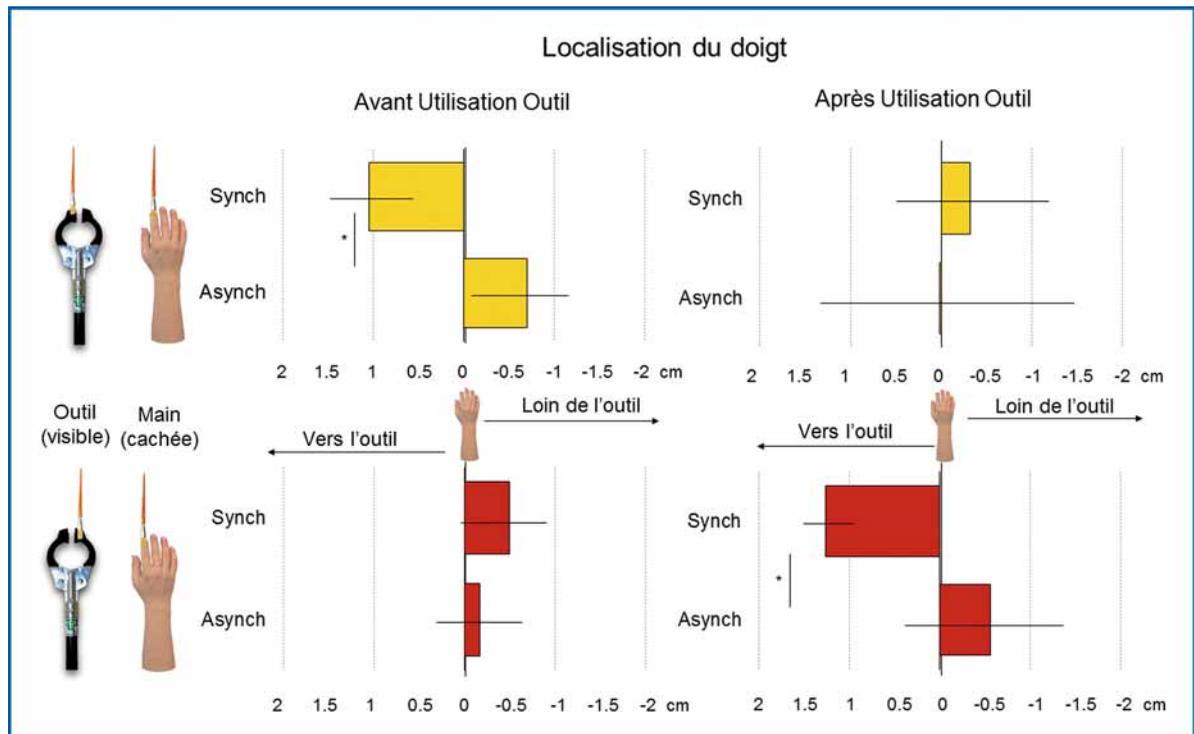


Figure 2 : Résultats de la tâche de localisation du doigt. Avant l'utilisation de l'outil, seulement les sujets qui ont regardé le premier doigt de l'outil montrent un déplacement dans la localisation de leur doigt suite à stimulation synchrone avec l'outil (graphique en haut à gauche). Après utilisation de l'outil, le déplacement est présent seulement pour les sujets qui regardent le deuxième doigt de la pince être touché en synchronie avec leur index (graphique en bas à droite). Les barres d'erreurs montrent 90% intervalle de confiance.

leur index droit. Les sujets percevaient leur index comme étant plus près dans l'espace de la pince, comparé au moment précédent la stimulation avec les pinces. L'intensité de l'illusion était mesurée comme la différence entre la position perçue de l'index avant et après l'illusion. Cette mesure était répétée avant et après une période d'utilisation de la pince mécanique qui consistait en une série de mouvements de préhension (Figure 2).

J'ai découvert que non seulement il est possible d'induire une illusion d'incorporation avec un outil (tout à fait similaire à la *RHI*) mais qu'utiliser la pince et donc avoir une expérience motrice avec l'outil augmente l'intensité de l'illusion (Cardinali et al, Under review). De plus, l'intensité de cette dernière était modulée aussi en fonction du



Figure 3 : Représentation schématique du mappage spatial (gauche) et fonctionnel (droite) entre main et outil.

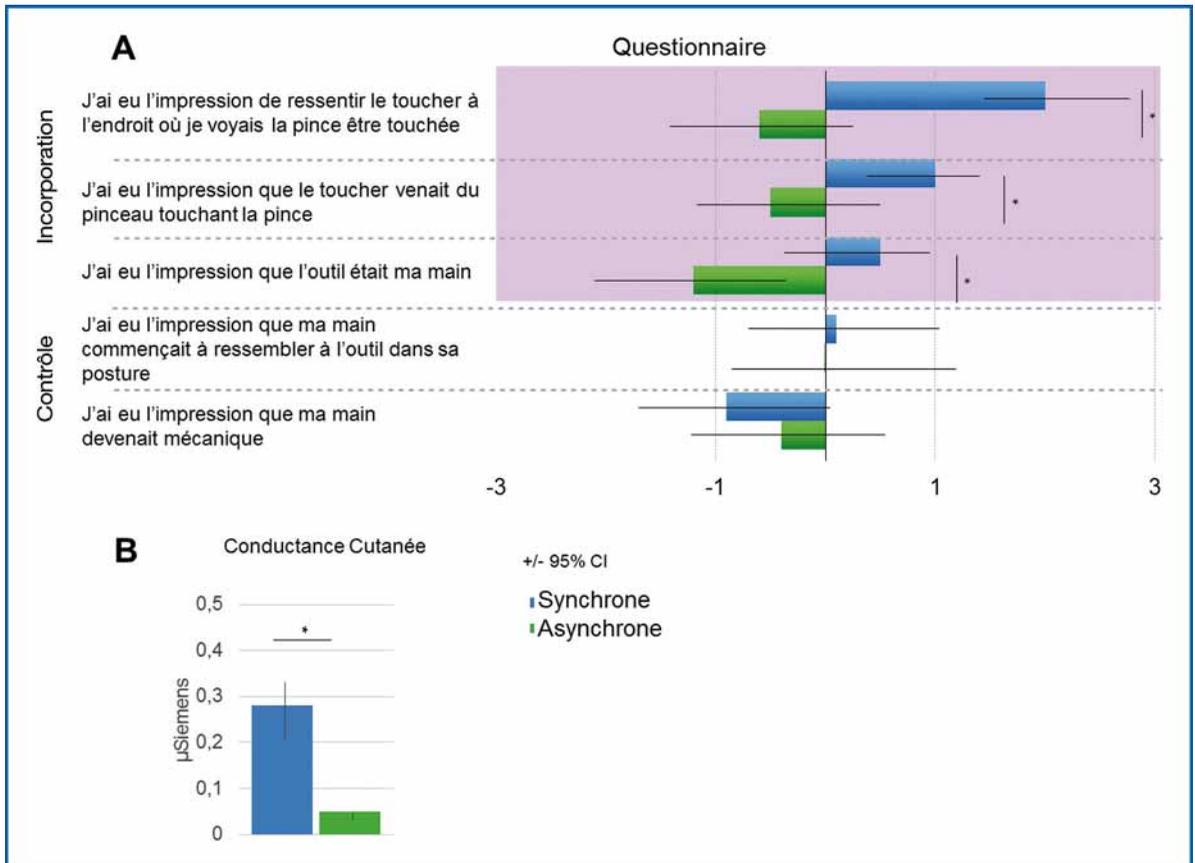


Figure 4 : Résultats du Questionnaire et Conductance cutanée après stimulation. **A.** Les sujets montrent un accord significativement plus haut avec les trois premières questions après stimulation synchrone (bleu) par rapport à après stimulation asynchrone (vert). **B.** Les sujets montrent une augmentation de la conductance cutanée quand l'outil est menacé après stimulation synchrone mais pas après stimulation asynchrone. Les barres d'erreurs montrent 90% intervalles de confiance.

doigt de la pince (droit ou gauche) qui était stimulé en synchronie avec l'index du sujet. Tous les sujets recevaient la stimulation tactile sur leur index droit, mais ceux qui regardaient la pince être « touchée » sur le doigt gauche ressentait une illusion plus intense avant l'utilisation de l'outil, en revanche ceux qui voient le doigt droit être touché ressentait une illusion plus forte après avoir utilisé la pince. Cela suggère qu'une correspondance entre index de la main et doigt de l'outil se forme et que cela se modifie après l'acquisition d'une expérience avec l'outil. Selon cette correspondance le doigt gauche de la pince est l'équivalent de l'index de la main droite. Après utilisation de l'outil, les sujets forment une correspondance fonctionnelle avec l'outil où le doigt gauche de la pince est l'équivalent du pouce et le doigt droit celui de l'index. C'est-à-dire que, une fois appris que l'outil agit comme l'index et le pouce, lors d'un mouvement de préhension de précision, les sujets « mappent » les actions de l'outil sur leurs deux doigts.

Dans une deuxième expérience, j'ai testé si l'illusion était accompagnée de réponses physiologiques normalement présentes lorsque notre corps est menacé. La réponse de conductance cutanée (*SCR*) est une mesure physiologique de l'activité électrique associée à l'augmentation d'activité des glandes sudoripares qui se produit lors d'une activation du système nerveux sympathique. Ainsi lorsque notre corps est menacé, l'activité des glandes augmente, ce qui accentue la conductivité de la peau. Nous avons enregistré une *SCR* pendant que l'on menaçait l'outil avec une seringue suite à une minute de stimulation synchrone ou asynchrone de l'outil et de la main du sujet. Cela nous a permis de tester si l'outil, pendant l'illusion, est traité comme une véritable partie du corps.

Les sujets exprimaient une « réaction de peur » à chaque fois que l'outil était menacé après stimulation synchrone mais pas après une stimulation asynchrone (**Figure 4**). Ce résultat indique comment la stimulation synchrone induit une illusion telle que les sujets perçoivent l'outil comme une véritable partie du corps et que le cerveau humain est capable d'étendre la définition de soi au-delà des limites physiques du corps.

J'ai ensuite étudié la conséquence au niveau perceptif de l'expérience de l'outil comme partie

de soi. Il a été montré que notre corps est un « objet » spécial, dans le sens que tout ce qui se passe près du corps ou sur sa surface est traité de façon très particulière par le cerveau. Si un outil est considéré comme une partie du corps, on peut donc émettre l'hypothèse que des stimulations présentées sur la surface de l'outil soient traitées de manière particulière également. J'ai utilisé un effet connu « on/off effet » (Hari & Jousmäki, 1996) pour lequel des stimulations sont plus rapidement et mieux détectées lorsqu'elles sont présentées à la surface du corps, que lorsqu'elles se situent sur un espace identique, mais pas SUR le corps. J'en ai déduit que si l'outil est incorporé et devient une partie de soi, alors tous les processus spécifiques au corps devraient se produire pour l'outil également (après induction de l'illusion). Mes résultats soutiennent complètement cette hypothèse : en particulier, plus l'illusion éprouvée par les sujets était forte, plus ils étaient aptes à détecter la stimulation visuelle sur l'outil comparée à celle produite sur un autre objet (Cardinali et al, en révision).

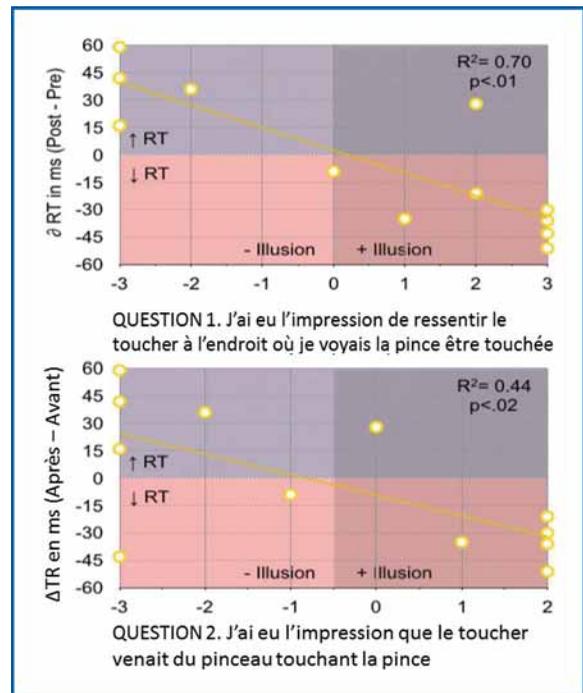


Figure 5 : Changement de Temps de Réaction après illusion en fonction de l'intensité de l'illusion. Les sujets qui font une expérience plus intense de l'illusion montrent aussi une réduction des temps de réaction à la stimulation visuelle projetée sur l'outil.

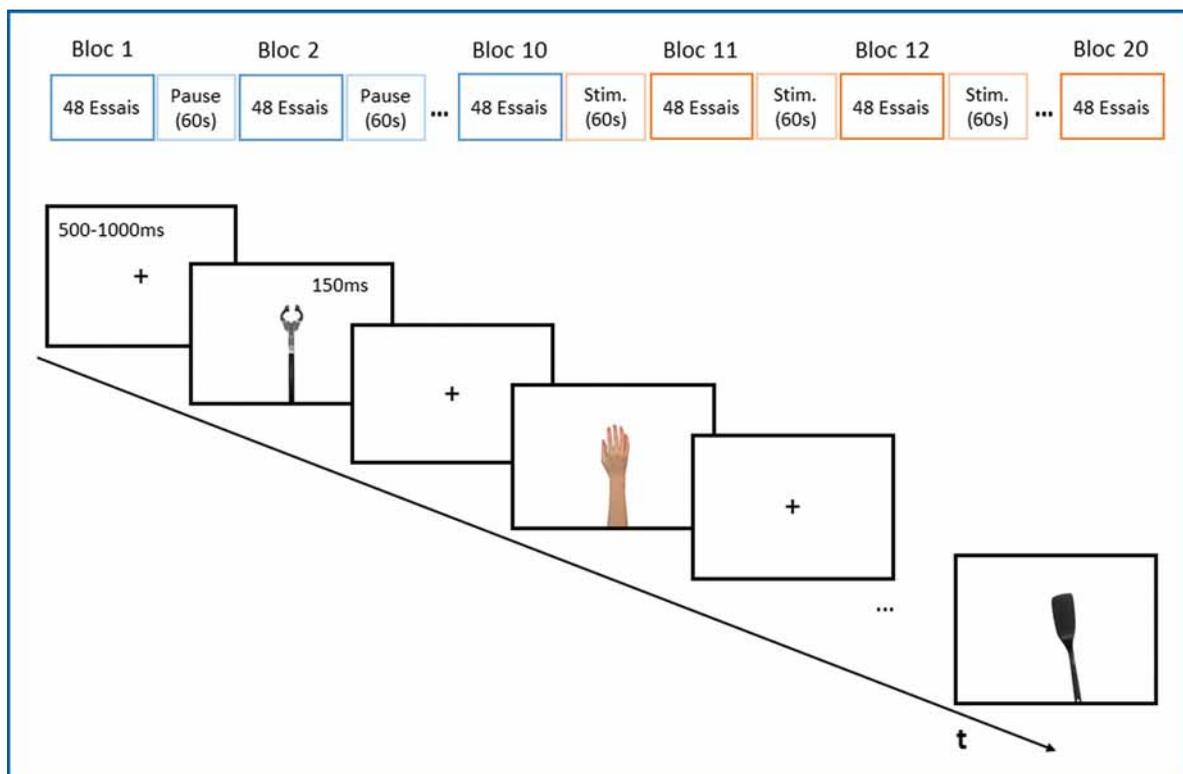


Figure 6 : Déroulement de l'expérience EEG. L'expérience consiste en 20 blocs de 48 essais. Dans la première partie de l'expérience (bloc 1 à 10), chaque bloc est suivi d'une pause de 60s. Dans la deuxième partie, la pause était utilisée pour induire l'illusion. Dans tous les blocs, des images de l'outil, de la main du sujet, d'une main appartenant à un autre individu et d'une spatule étaient brièvement présentées (150ms), suivies par un intervalle aléatoire de 500ms à 1000ms.

Ensuite, j'ai étudié les modifications neurologiques associées à l'illusion d'incorporation de l'outil, en utilisant deux techniques de neuroimagerie : la résonance magnétique transcranienne et l'électroencéphalographie. La première m'a permis d'étudier les régions cérébrales impliquées dans l'illusion avec l'outil versus l'activation liée à la RHI. Un groupe de sujets a été scanné pendant l'induction de l'illusion avec l'outil et la RHI (dans des blocs séparés). L'EEG, elle, m'a permis d'évaluer si l'illusion de l'outil modifie la façon dont il est perçu au niveau visuel. Pour cela, j'ai présenté à des sujets des photos de leurs mains, de la main de quelqu'un d'autre, de l'outil utilisé pour l'illusion et un deuxième outil similaire au premier dans sa forme et couleur (**Figure 6**). De précédentes études scientifiques ont réussi à démontrer que, voir des images du corps humain produit une activation spécifique de certaines aires du cerveau. De façon similaire, voir des images d'outils active d'autres aires.

Cette étude m'a permis de vérifier si l'induction de l'illusion par l'outil peut changer l'activation induite par sa vision.

Mes résultats préliminaires démontrent que **1)** il peut exister une activation très précoce liée à la vision de sa propre main qui pourrait être une sorte de « signal du soi » et **2)** que ce « signal de soi » est présent pour la vision de l'outil après induction de l'illusion.

Enfin, l'ensemble de ma recherche confirme que notre cerveau est capable d'incorporer des objets à la fois dans la représentation du corps pour l'action et dans la représentation de soi.

Remerciements

Je suis extrêmement reconnaissante envers la Fondation Fyssen pour son soutien pendant mes deux premières années de post doc au sein du Brain and Mind Institute. Je souhaiterais également remercier le Dr. Bobby Stojanoski pour son aide et sa collaboration dans le projet EEG, ainsi

que pour son écoute lors de nos discussions concernant les données de l'étude, les sciences et même le sens de la vie.

Bibliographie

- Botvinick M. & Cohen J. (1998). Rubber hands “feel” touch that eyes see. *Nature*, 391 (6669), 756.
- Cardinali L., Brozzoli C., Luauté J., Roy A.C., Farnè A. (2016b) Proprioception Is Necessary for Body Schema Plasticity : Evidence from a Deafferented Patient. *Front Hum Neurosci*. Jun 16 ;10 :272
- Cardinali L., Brozzoli C., Finos L., Roy A.C., Farnè A. (2016a) The rules of tool incorporation : Tool morpho-functional & sensori-motor constraints. *Cognition*. Apr ;149 :1-5.
- Cardinali L., Jacobs S., Brozzoli C., Frassinetti F., Roy A.C., Farnè A. (2012) Grab an object with a tool and change your body : tool-use-dependent changes of body representation for action. *Exp Brain Res*. Apr ;218(2) :259-71.
- Cardinali L., Brozzoli C., Urquizar C., Salemme R., Roy A.C., Farnè A. (2011) When action is not enough : tool-use reveals tactile-dependent access to Body Schema. *Neuropsychologia*. Nov ;49(13) :3750-7.
- Cardinali L., Frassinetti F., Brozzoli C., Urquizar C., Roy A.C., Farnè A. (2009) Tool-use induces morphological updating of the body schema. *Curr Biol*. Jun 23 ;19(12) :R478-9
- Ehrsson H.H., Spence C. & Passingham R.E. (2004). That’s my hand ! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb. *Science (New York, N.Y.)*, 305(5685), 875–7.
- Hari R. & Jousmäki V. (1996). Preference of personal to extrapersonal space in a visuomotor task. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(3), 305–307.
- Kammers M.P., de Vignemont F., Verhaegen L. & Dijkerman H.C. (2009). The rubber hand illusion in action. *Neuropsychologia*, 47(1), 204–211.
- Melgari J.-M., Pasqualetti P., Pauri F. & Rossini P.M. (2008). Muscles in “concert” : study

of primary motor cortex upper limb functional topography. *PloS One*, 3(8), e3069.

- Tsakiris M., Carpenter L., James D. & Fotopoulou A. (2010). Hands only illusion : multisensory integration elicits sense of ownership for body parts but not for non-corporeal objects. *Experimental Brain Research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation Cérébrale*, 204(3), 343–52.

Our body is the main vehicle of interaction with the external world and the reference frame for all our experiences. The way we perceive the space around us, and the objects in it, depends on the current state of the body. For example an object is perceived as being far if we cannot reach it, close if we can, which depends on the length of our arm, our current posture etc. At the same time, our body state changes constantly. From the moment we are born, the shape

“ At the base of human astonishing tool abilities is the capacity of the brain to incorporate tools and treat them as body parts”

and size of our physical body are modified. Even more abrupt and frequent are changes in posture and configuration as

we move around. Consequently, the representation of the body in the brain should change accordingly. The question of how the brain reacts to changes in the state of the body is hence of fundamental importance and is the core of my scientific interest. One interesting case of abrupt body morphology change is tool use.

Tool use is a cognitive ability that is uniquely expanded in the human brain. Although other species (such as chimpanzees or crows) can demonstrate tool use in the wild, their capacity is considerably more limited.

At the base of human astonishing tool abilities is the capacity of the brain to incorporate tools and treat them as body parts. Providing an answer to this question would not simply be a fundamental step forward toward a deeper knowledge of the functioning of the human brain. In the present and future world in which we (will) live, tool use abilities are crucial for a successful and productive life. Almost every human activity,

from working to eating or playing, involve the use of one or more tools that are not simple stone-made weapons anymore, but can be highly sophisticated and complex, as, for example, in the case of robotic surgery. In such situation our body shape and structure is drastically changed in order to expand our repertoire of actions far beyond the limit of our own body capacities.

By conducting a series of behavioral studies (Cardinali et al., 2011, 2009, 2012, 2016a, 2016b), I was able to provide the first scientific evidence in support of the idea that the body representation for action is capable to incorporate tools and update the knowledge of the arm shape and structure in a very fine and rapid way (Cardinali et al., 2009). To show this incorporation I recorded the kinematic profile (i.e. the velocity, acceleration and deceleration of the movement) of simple grasping movements before and after a period of tool use. The idea behind the experiment is as follows: if the tool is incorporated in the representation of the arm,

the arm itself should be represented as longer and so after the use of the tool participants should behave as if their arms had become longer. Results confirmed this hypothesis: The kinematic profile of a simple grasping movement after tool use was similar to what one would expect from the movement of a longer arm and perfectly reflected those of subjects with longer arms.

In other words, every time we use a tool, the brain takes into account the structural properties of the tool and integrates them in the representation of the limb that controls it. This plasticity takes place as soon as the subjects grab the tool and is specific to the tool employed. Specifically, the effects are different for a “grabber” tool that elongates the arm than for extenders that elongate individual fingers (Cardinali et 2016a).

During my fellowship at the Brain and Mind Institute at Western University under the supervision of Dr. Jody Culham, I directed my research on two distinct lines of research. The first one involved studying whether the incorporation of a

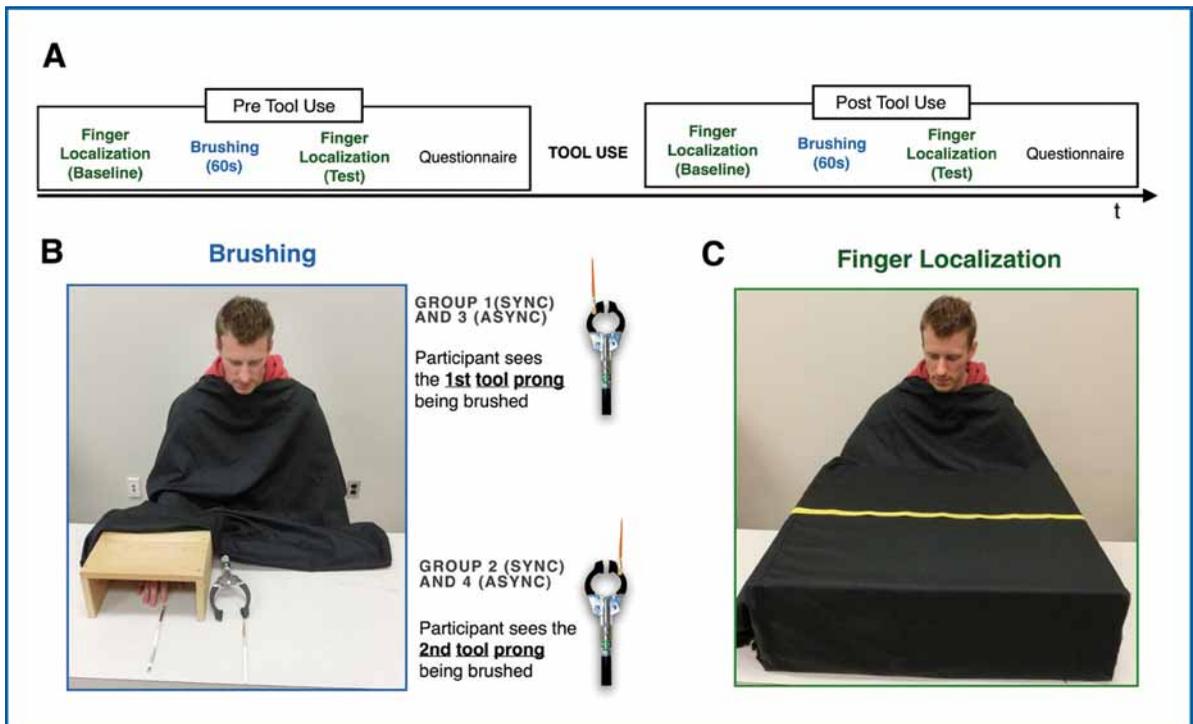


Figure 1 : Experimental timeline and set up. **A**. Experiment timeline. Participants completed a Pre and a Post tool use session. **B**. Setup for the Brushing task. Participant’s hand was hidden from sight while the tool was brushed. **C**. Setup for the Finger Localisation Task. Participant’s hand and tool were hidden from sight. Subjects were asked to localize their right index finger by reporting the number on a tape meter corresponding to its position.

tool into the body representation is reflected in the brain activity and brain networks. That is, I investigated whether the same cortical areas that code for our hand movements are similarly recruited to control tools. The second one aimed to answer the question of whether tool can be not only be incorporated into the body representation for action but also be experienced as body parts.

To answer the first question, I used Transcranial Magnetic Stimulation (TMS), a technique learned to master during my PhD and I brought to the Culham lab. In particular, I used TMS to study whether the kinematics effects I found during my PhD work were accompanied by a reorganization of the primary motor cortex (M1), the area of the brain that commands the muscles of our body. It has been shown that specific muscles of the arm and the hand are more easily and frequently activated together as they subserve common actions (Melgari, Pasqualetti, Pauri, & Rossini, 2008). For example, reaching

out to grasp a mug generally involves the arm flexor and the thumb abductor. As using a tool changes the biomechanics of the arm, my hypothesis was that the structural change induced by the tool on the body is reflected in the organization of that area of the brain that controls the body muscles. By delivering single pulse TMS over a grid of 9*9 points covering the entire M1 controlling the arm using the tool I could study how and whether muscles coupling is (re)organized to deal with the new body configuration. I found a shift in the topography of M1 where the center of activation of certain muscles moved to a different location testifying of a rapid change of M1 organization.

The second line of research focused on whether tool incorporation also means that tools become body parts on a more conscious and explicit level too, that is whether they can become part of what we consider our-selves. In the last 15 years, scientists have shown that, not only the boundaries of our own body representation, but

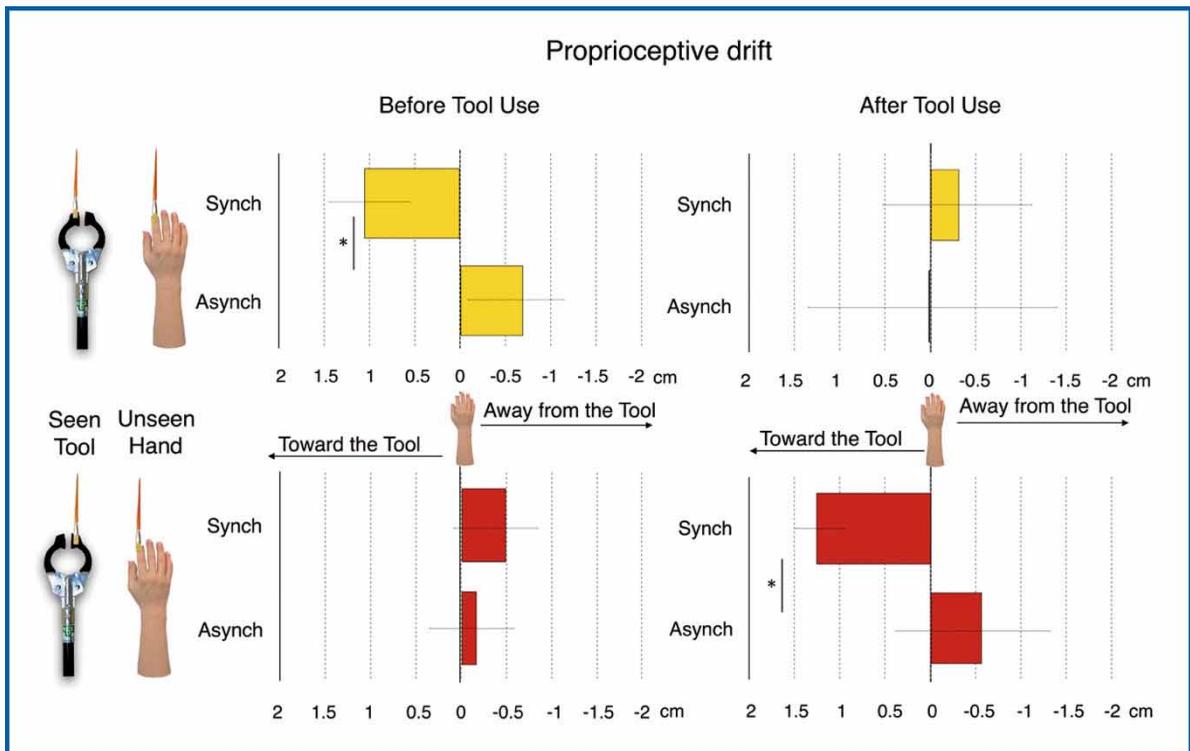


Figure 2 : Results from the finger localization task. Before tool use, participants showed a drift in the localization of their right index finger only when they saw the first prong of the tool been brushed synchronously (top left panel) with their finger. After tool use, the drift was present only in those participants who saw the second prong of the tool been synchronously brushed (bottom right panel). Error bars indicate 90% C.I.

also those of our “self” are surprisingly plastic. Our daily subjective experience tells us otherwise: we live our days being perfectly aware of our own body parts, even when we don’t see them. We never doubt whether our hands are our own or get confused between our body and someone else’s. However, it is possible to make a person believe that a fake rubber hand (or even an entire body!) is his/her own (Botvinick & Cohen, 1998; Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004; Kammer, Vignemont, Verhagen, & Dijkerman, 2009; Tsakiris, Carpenter, James, & Fotopoulou, 2010). This “Rubber Hand Illusion” (RHI) is done simply by having the person watch the rubber hand being touched while being touched at the same time on the corresponding hand. Notably the illusion works only with fake body parts but



Figure 3 : Schematic representation of tool-hand mapping before (left side) and after (right side) tool use.

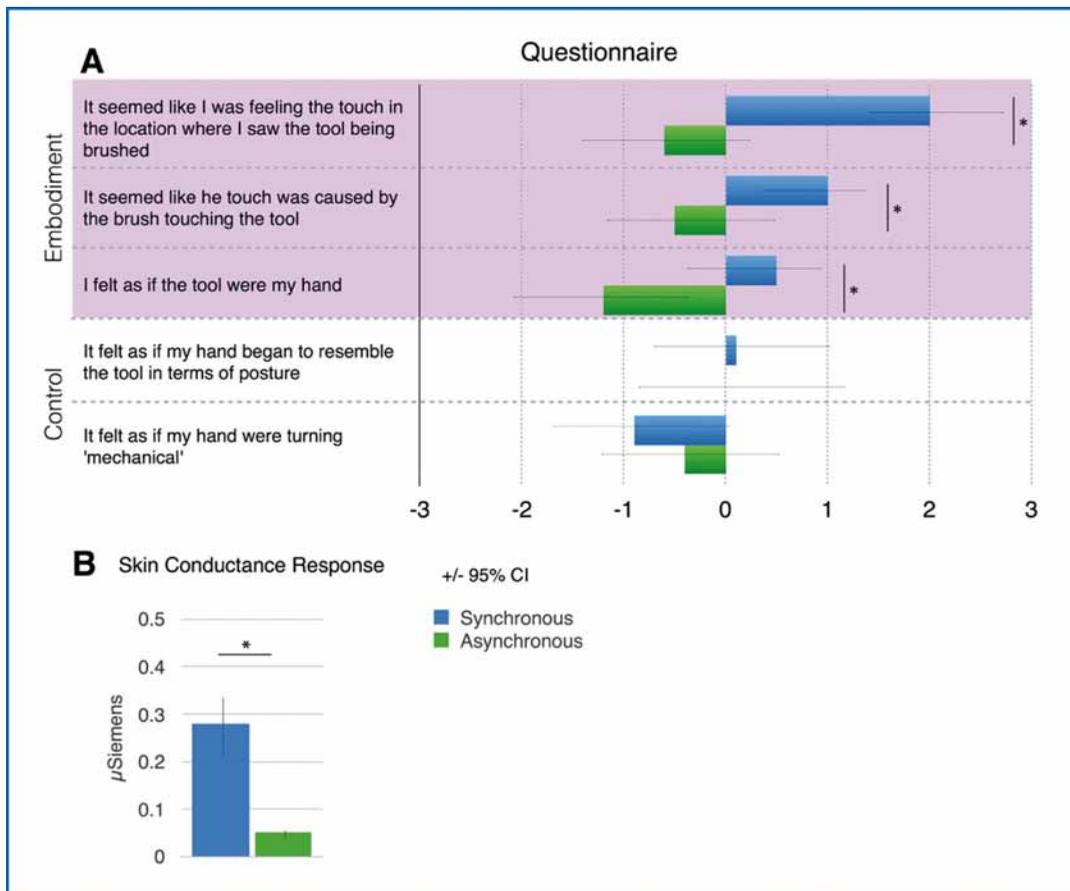


Figure 4 : Results from the Questionnaire and SCR scores after illusion. **A**. Participants agreed significantly more with the first three questions testing embodiment after synchronous (blue bar) brushing of the tool and their hand compared to asynchronous brushing (green bar). **B**. Skin Conductance Response to a threat at the tool before Synchronous (blue bar) and Asynchronous (green bar) brushing. Error bars indicate 90% C.I.

no other external objects, such as wooden blocks, even when they are shaped like hands (Tsakiris et al., 2010).

However, while tools do not share a visual similarity with a human hand, they have a strong functional similarity. I hypothesized that functional similarity could be a sufficient factor to trigger embodiment of the tool. I modified the classical RHI paradigm to use a “grabber” tool in lieu of the rubber hand. The grabber tool can be used to pick up objects at a distance. When the user squeezes the handle, two “fingers” contract to grip a target object. Subjects sat at a table with their right hand hidden from sight and a tool visible, placed on the left side of the hidden right hand. I first asked subjects to localize their own unseen right index finger in space (relative to a ruler that was visible). After that, I used two paintbrushes to brush their right index finger at the same time as one of the grabber “fingers”. After that, I asked them to localize their index finger again. Subjects perceived their index finger as being closer to the tool than they had before the illusion was induced. The strength of the illusion was quantified by the difference in where they felt their hand before and after. (Figure 1)

This procedure was repeated before and after a short training with the tool, which consisted in a series of reach-to-grasp movements. I found that not only does the illusion work with a tool – like a rubber hand but not a hand-shaped wooden block – but moreover, motor experience with the tool increases the strength of the illusion (Cardinali et al. under review).

Even more strikingly, the strength of the illusion was also modulated by which “finger” of the tool was stimulated. All subjects were brushed on their right index finger, but those who were looking at the tool being brushed on its left finger experienced a stronger illusion *before* the use of the tool, while those who observed the right finger of the tool being brushed experienced higher illusion *after* use of the tool. This suggests that correspondence between the “fingers” of the tool and the fingers of the actual hand changed with experience. (Figure 2).

That is, prior to experience using the tool, subjects made a *spatial* correspondence between the tool and hand: the left finger of the tool was treated as equivalent to the index finger (while

the thumb, jutting off to the left side was ignored). Following training with the tool, subjects made a *functional* correspondence with the tool:

the left finger of the tool was treated as the thumb and the right finger was treated as the index finger. Put another way, once subjects learned that the tool acted like the finger and thumb in a precision grip, they “remapped” the actions of the tools fingers onto those two hand digits. (Figure 3).

In a second experiment, I tested whether the illusion was accompanied by physiological reactions typically associated with threats to one’s own body. Skin Conductance Response (SCR) is a physiological measure of the electrical activity associated with increased secretions from the sweat glands resulting from sympathetic nervous system arousal. When one’s body is threatened, the glands’ activity increases which increases the

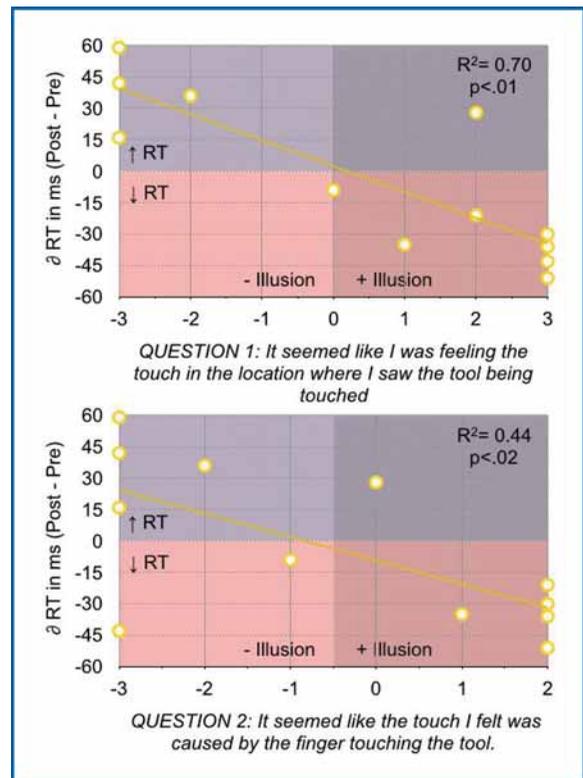


Figure 5 : Changes in Reaction. Times after tool illusion correlate with the perceived intensity of the illusion. Reaction Times to visual stimulations presented on the tool decreased after tool illusion induction as a function of perceived illusion intensity

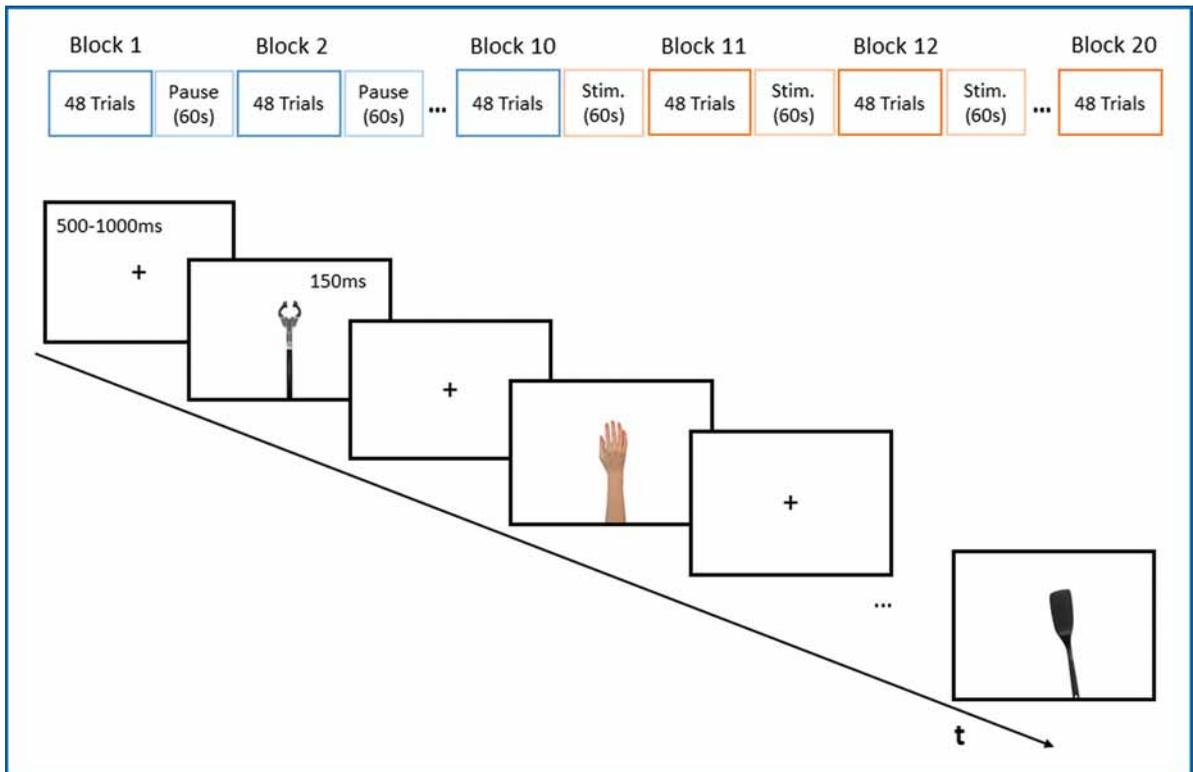


Figure 6 : Timeline and Setup for an EEG investigation of tool embodiment. Participants completed 20 blocks of 48 trials each (Upper panel). Each block was interleaved with a 60 seconds break. In the second part, tool embodiment was induced in between each block. Pictures of a grabber tool, their own hand, someone else's hand or a different tool were briefly presented (150 ms) with a variable intertrial delay (between 500 and 1000 ms).

conductance of the skin. We recorded SCR while threatening the tool with a needle after one minute of synchronous or asynchronous brushing to assess whether the tool, during the illusion, is assimilated as a proper body part. I found that participants showed a consistent “fear reaction” when the tool was synchronously, but not asynchronously, brushed with their hand. The result shows that the synchronous brushing makes the tool being perceived as a body part and that the human brain is capable to extend the notion of self and body beyond the limits of the physical body.

I then proceeded to investigate the perceptual consequences of experiencing the tool as being a body part (**Figure 4**). We know that our own body is a special “object” that is events that happen near the body or on the body surface are processed differently than the same events happening far away. If a tool is perceived as being a body part one can hypothesize that changes

in perception of stimuli near or on the tool would change. I used a known effect, called on/off effect (Hari and Jousmaki, 1996) for which visual events are detected faster and better when on the body surface compared to similar locations but not on the body. I reasoned that if the tool is incorporated and considered as a body part, then even such body-specific phenomenon should be present for the tool too (after inducing the illusion). This is exactly what I found: in particular, the stronger the tool embodiment illusion (as measured with the questionnaire), the larger the advantage for detection of visual stimuli on the tool vs. another object (See Figure below (**Figure 5**); Cardinali et al, under review).

Then I investigated neuronal changes associated with the tool illusion using two neuroimaging techniques: with fMRI I studied which brain areas are involved in the tool illusion and compared such activation to the one related to the

RHI. I scanned a group of participants while inducing, in separate blocks, the RHI and the newly discovered Tool Illusion. With electroencephalography (EEG) I've studied whether experiencing the tool illusion changes the way the tool itself is visually perceived. In other words, whether seeing the tool before and after the illusion elicits different patterns of brain activation. I presented a group of healthy participants pictures of their hand, someone else's hand, a tool I later induce the illusion on and a second tool (similar in shape to the previous one (**Figure 6**)).

Our body is a special object among the many that populate the world; specific areas of the brain are activated when we see images of human bodies. The same is true for tools which vision activate a different set of areas. With this study, I want to see whether tool embodiment as induced with this newly discovered illusion can change the way the simple image of the tool is processed.

Data analysis is still ongoing, however preliminary analysis show that 1) it might exist a very early ($< 50\text{ms}$) sign of ownership in the brain activity present when one see one's own hand (but not pictures of objects) and 2) this sign seems to be present for pictures of the tool (but not of other objects nor someone else's hand) after the illusion induction.

In conclusion, my research showed how our brain is capable of incorporating objects into the body representation as well as the representation of the self.

Acknowledgements

I am extremely grateful to the Fyssen Foundation for their support in my first two years of post doc at the Brain and Mind Institute. I would like to thank Dr. Bobby Stojanoski for his help with the EEG project and the endless hours spent discussing data, science and the meaning of life.

Le chant pour l'acquisition du langage chez le tout petit : évidences électrophysiologiques de la facilitation de la segmentation de la parole dans le chant

Clément FRANÇOIS

Chercheur, Brain Cognition and Plasticity Unit, Institut de Investigació Biomèdica de Bellvitge, Universitat de Barcelona, L'Hospitalet de Llobregat, Barcelona, Catalunya.

Résumé

Les bébés de 6 mois ont la capacité d'utiliser les propriétés statistiques du signal auditif pour extraire les unités signifiantes du langage. La capacité à segmenter le flot continu de paroles est étroitement liée au futur développement linguistique de l'enfant. Alors qu'il a été montré que la présence d'indices musicaux aide la segmentation chez l'adulte, il reste à savoir si les nouveaux-nés de quelques jours de vie peuvent également bénéficier de ces indices. Nous montrons que des nouveaux-nés présentent des indices électrophysiologiques d'une meilleure segmentation lorsque le flot continu de parole est chanté que lorsque ce flot est parlé. De plus, les corrélats électrophysiologiques de la segmentation de la parole chantée prédisent le vocabulaire expressif à 18 mois. Ces résultats montrent le bénéfice du chant dans les premiers stades de l'acquisition du langage.

Mots-clés

Nouveaux-nés, électrophysiologie, étude longitudinale, chant, acquisition du langage, segmentation de la parole, développement du langage

Songs for language acquisition in neonates: electrophysiological evidence of enhanced speech segmentation in sung streams

Abstract

Infants are able to extract words from continuous speech, an early milestone linked to typical linguistic development. However, little is known whether musical cues can facilitate this process few days after birth. We found that human neonates exhibit electrophysiological brain signatures of successful segmentation for sung but not for spoken speech streams. Furthermore, neonatal brain responses for sung streams predicted expressive vocabulary at age 18 months. These results provide evidence for the benefit of songs in the first steps of language acquisition.

Keywords

Neonates, electrophysiology, longitudinal study, song, language acquisition, speech segmentation, language development

Introduction

Dès les trois mois de gestation, le fœtus perçoit et mémorise la voix de sa mère ainsi que certaines mélodies [1,2]. Après la naissance, les bébés continueront à être exposés tant au langage qu'à la musique [3], qui tous deux, partagent des similarités structurelles et surtout, semblent reposer sur des ressources cérébrales

communes [4]. Dans ce contexte, il est intéressant de constater que, dans n'importe quelle langue, les adultes préfèrent utiliser le parlé-bébé pour s'adresser aux tout petits [5]. Le parlé-bébé est un registre de parole ayant des caractéristiques musicales telles que des contours de hauteur tonale exagérés, une plus grande intensité, des durées plus longues, un débit de paroles plus lent et un plus grand nombre de répétitions,

caractéristiques également observées dans le chant pour le tout petit [6]. De manière importante, il a été montré que l'information mélodique contenue dans le parlé-bébé améliore le traitement de la parole ainsi que l'acquisition du langage comme par exemple la segmentation de la parole continue [7,8].

La segmentation de la parole est considérée comme une étape cruciale dans l'acquisition du langage, un prérequis. En effet, afin de construire son lexique et même avant de parler, le tout petit doit arriver à extraire les mots du signal continu de paroles et les mémoriser. Cependant, la plupart des mots auxquels les enfants sont exposés ne sont pas entendus de manière isolée, même si les phrases d'un seul mot ne sont pas exceptionnelles [9]. Au niveau comportemental, il a été montré que les bébés de 8 mois peuvent segmenter un flux continu de mots tri-syllabiques après seulement 2 minutes d'exposition au flux de syllabes et sur la seule base de la structure statistique des séquences de syllabes [10]. En effet, l'information statistique et plus particulièrement les probabilités transitionnelles entre syllabes adjacentes vont fournir un indice suffisant pour segmenter la parole continue. Ainsi, les syllabes qui se trouvent à l'intérieur des mots, et donc qui forment les « vrais » mots du langage, apparaissent plus souvent ensemble (et donc présentent une forte probabilité d'occurrence) que les syllabes se trouvant aux frontières des mots, à cheval entre deux mots (qui présentent elles une faible probabilité d'occurrence).

De manière intéressante, la segmentation de la parole continue est facilitée lorsque des indices prosodiques comme des silences ou des accents toniques sont présents à la frontière des mots, ceci aussi bien chez l'adulte que chez le bébé [11-13]. Finalement, le bénéfice de la dimension mélodique contenue dans un signal de parole cette fois « chantée » sur la segmentation a été démontré, bénéfice clair lorsque les structures musicales et syllabiques sont en phases [14]. Pris dans leur ensemble, ces études montrent bien que la présence de plusieurs indices à la frontière des mots tels que les indices statistiques et prosodiques jouent un rôle important dans la segmentation de la parole et donc dans l'acquisition du langage [15].

L'électro-encéphalographie (EEG), est une méthode largement utilisée dans l'étude des

processus d'acquisition du langage chez le tout petit [16]. L'EEG a permis de montrer que les bébés de 10 mois présentent une composante positive des potentiels évoqués (PEs) dont l'amplitude est inversement associée au nombre de répétitions des mots (plus le nombre de répétitions de mots augmente plus l'amplitude de cette composante positive diminue) [17]. Alors que plusieurs études chez l'adulte ont décrit les variations d'amplitude de différentes composantes des PEs pendant l'exposition à des flux de syllabes artificielles [18-20], seules deux études ont été menées chez le bébé [13, 21].

Sur la base des travaux montrant l'avantage des indices musicaux sur la segmentation de la parole chez l'adulte [14], nous avons développé un protocole expérimental au cours duquel les bébés étaient exposés à une phase d'apprentissage suivie d'une phase de test (**Figure 1**). Ce paradigme nous a permis de mesurer à la fois les modulations électrophysiologiques liées directement au processus d'apprentissage ainsi que celles liées à la détection d'erreurs, reflétant davantage le résultat de l'apprentissage. Finalement, en se basant sur deux études montrant que les données comportementales et électrophysiologiques obtenues dans des tâches de segmentation de la parole chez le bébé de 10 mois peuvent prédire les compétences linguistiques à 18 mois [22,23], nous avons également cherché à évaluer le pouvoir prédictif des données EEG récoltées à 2 jours de vie quant au vocabulaire expressif à 18 mois. Pour ce faire, nous avons suivi longitudinalement les bébés ayant participé à 2 jours et recueilli des mesures de vocabulaire expressif à 18 mois.

Méthodes

Nous avons collecté les données EEG de 28 bébés sains de 2 jours à l'hôpital Sant Joan De Déu, Barcelone. Pendant la séance d'enregistrement, les bébés étaient endormis pendant que les flux de parole étaient présentés depuis un haut-parleur situé en face d'eux. Pour chaque condition (parlée et chantée), la procédure consistait en une phase d'apprentissage de 3,5 minutes suivie d'une phase de test. Dans la condition parlée, toutes les syllabes avaient une hauteur tonale constante résultant en un flot continu et monotone de syllabes artificielles dans lequel le seul indice pour la segmentation était les probabilités transitionnelles entre syllabes adjacentes. Dans la condition chant, chaque syllabe était chantée sur une

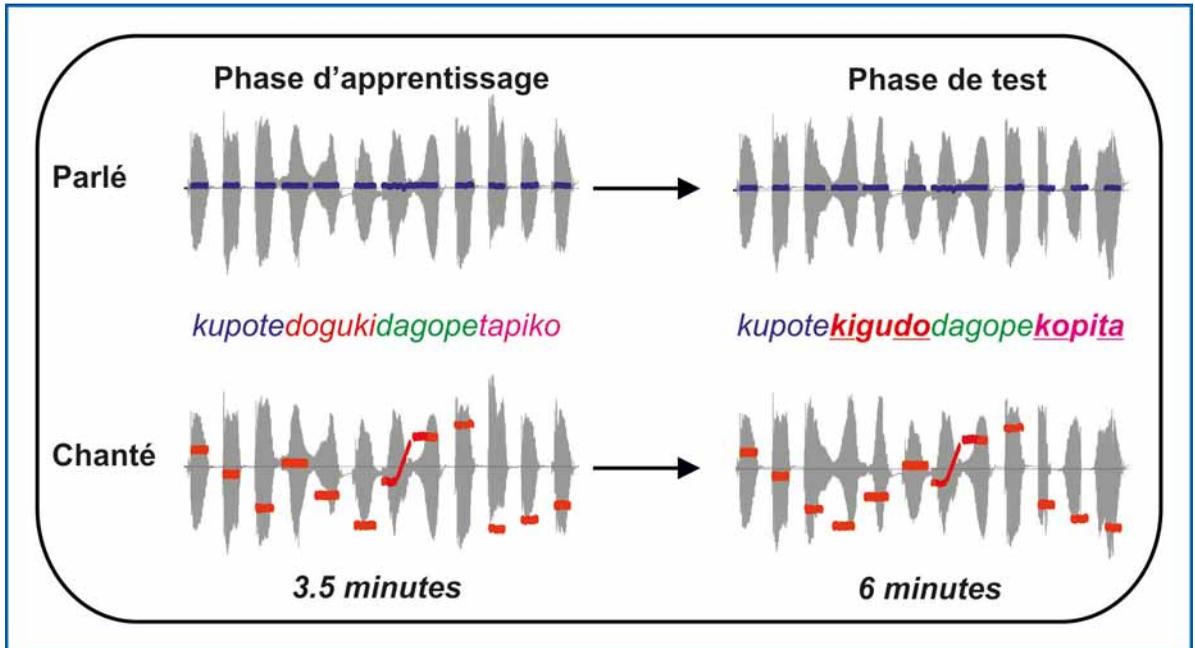


Figure 1 : Illustration du protocole expérimental utilisé chez les nouveaux-nés de 2 jours de vie. Après une phase d'apprentissage de 3,5 minutes (gauche), suivait une phase de test (droite) dans laquelle de nouveaux mots déviants violant la structure statistique étaient présentés aléatoirement dans le flux continu. Les tracés violets représentent la hauteur tonale constante utilisée dans la condition parlée. Les tracés rouges représentent les hauteurs tonales variables utilisées dans la condition chantée pour les phases d'apprentissage et de test.

hauteur tonale unique, résultant en un flux continu répétitif de mots tri-syllabiques chantés. Directement après chaque phase d'apprentissage, un deuxième flux de parole continue (phase de test), dans lequel des mots déviants avaient été insérés aléatoirement, était présenté aux bébés (**Figure 1**). Ces mots déviants ont été construits en inversant l'ordre des syllabes composant chacun des mots. Lorsque les bébés atteignirent 18 mois, nous avons recueilli une estimation parentale de la taille du vocabulaire expressif avec l' « *Inventaire MacArthur-Bates du développement de la communication* » (MCDI) chez 13 d'entre eux.

Résultats

Données électrophysiologiques à 2 jours de vie

Au cours des phases d'apprentissage, nous avons analysé les PEs par la présentation des mots tri-syllabiques contenus dans les flux et avons suivi leur évolution temporelle au cours des phases d'apprentissage. Nous avons observé que les dynamiques de ces PEs au cours de l'exposition aux flux continus étaient différentes entre les

deux conditions. Dans la condition parlée, une positivité était observée pendant la première moitié de l'apprentissage suivie d'une négativité centro-pariétale au cours de la seconde moitié. En revanche, dans la condition chantée, nous avons observé un patron opposé avec une négativité fronto-centrale au cours de la première moitié suivie d'une positivité au cours de la seconde moitié de la phase d'apprentissage (**Figure 2A**). Pendant les phases de test, nous nous attendions à observer deux composantes, l'une évoquée par la première et l'autre évoquée par la dernière syllabe des mots déviants. Nous avons effectivement observé que ces deux syllabes déviantes induisaient des PEs significativement plus amples dans la condition chantée que dans la condition parlée suggérant donc que les nouveaux-nés étaient sensibles aux changements dans la structure statistique uniquement dans la condition chantée.

Lien entre réponses cérébrales néonatales et vocabulaire expressif à 18 mois

Nous avons exploré le lien entre les mesures EEG recueillies à 2 jours et les mesures du vocabulaire expressif à 18 mois. Pour les PEs des

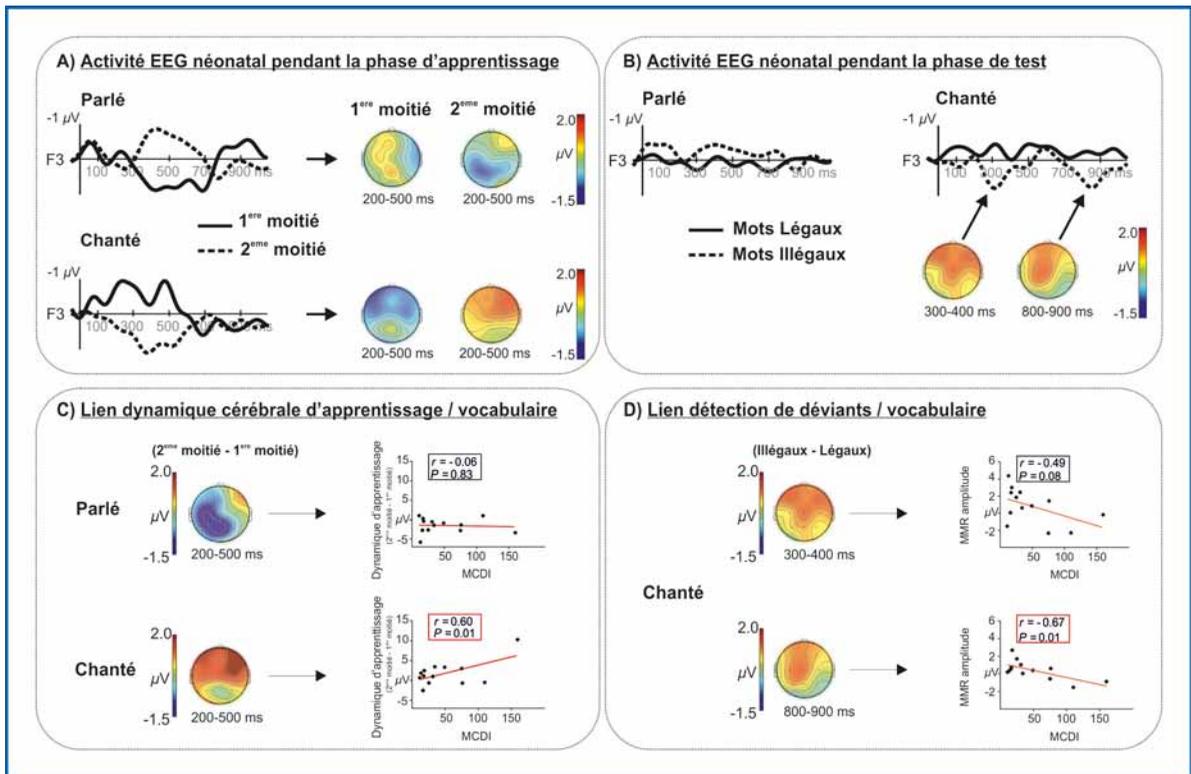


Figure 2 : A) Dynamiques cérébrales néonatales collectées pendant les phases d'apprentissage pour les deux conditions et montrant le déroulement temporel des effets d'apprentissage. Potentiel évoqué (électrode F3 ; N=27) par la présentation des pseudo-mots au cours de chaque moitié (trait plein = 1^{ère} moitié, pointillé = 2^{ème} moitié) des phases d'apprentissage et dans les deux conditions (parlée et chantée). Les topographies montrent la distribution de l'amplitude moyenne dans la fenêtre 200-500 ms pour chaque moitié des phases d'apprentissage. B) Réponses cérébrales néonatales collectées pendant les phases de test. Potentiels évoqués (électrode F3 ; N=26) par les mots légaux et illégaux (trait plein = mot légaux, pointillé = mots illégaux) dans les deux conditions. Les topographies montrent la distribution de l'amplitude moyenne pour les mots illégaux dans les deux fenêtres temporelles d'intérêt. C) Lien entre les réponses cérébrales néonatales dans les phases d'apprentissage et les mesures de vocabulaire expressif. Les diagrammes de dispersion montrent les corrélations entre le vocabulaire expressif (MCDI) et la dynamique cérébrale d'apprentissage pour chaque condition (moyennée sur toutes les électrodes). D) Lien entre les réponses cérébrales néonatales dans les phases de test de la condition chantée et les mesures de vocabulaire expressif. Les diagrammes de dispersion montrent les corrélations entre le vocabulaire expressif (MCDI) et l'amplitude moyenne de la différence (mots illégaux - mots légaux) pour les deux fenêtres temporelles (moyennée sur toutes les électrodes).

phases d'apprentissage, la corrélation entre le vocabulaire expressif et l'effet d'apprentissage dans la condition chantée était significative (**Figure 2C**). Pour les PE de la phase de test, nous avons également observé une corrélation significative entre la réponse évoquée par la dernière syllabe des mots déviants de la condition chantée et le vocabulaire expressif (**Figure 2D**). Ces résultats sont les premiers à montrer le pouvoir prédictif des indices électrophysiologiques néonataux de segmentation de la parole sur le développement du vocabulaire expressif à 18 mois.

Discussion

Nos résultats étendent aux nouveaux-nés ceux de travaux antérieurs chez l'adulte montrant que le chant facilite la segmentation de la parole [14]. Les modulations de l'amplitude des PE enregistrés au cours des phases d'apprentissage chez les bébés rappellent clairement les résultats d'études précédentes chez l'adulte montrant un lien entre la dynamique cérébrale d'apprentissage et la reconnaissance comportementale des mots nouvellement segmentés [18-20]. Nos résultats rappellent également les modulations d'amplitude et de polarité observées chez des

bébés de 10 mois dans une étude sur la segmentation de la parole naturelle [17]. Dans la condition chantée, les mots contenaient des changements de contours prosodiques et d'intervalles de hauteur fondamentale en phase avec les frontières des mots ce qui aurait pu faciliter le regroupement des syllabes grâce aux propriétés gestaltiques plus importantes du chant [14]. Cela expliquerait les différentes dynamiques cérébrales observées pendant les phases d'apprentissage. De plus, lors des phases de test, nous avons observé que les mots illégaux induisaient des réponses cérébrales plus amples au niveau de la première et de la dernière syllabe dans la condition chantée mais pas dans la condition parlée. Ce résultat suggère que le chant a permis la formation de traces mnésiques suffisamment fortes pour générer des attentes permettant la détection de violations de la structure syllabique des mots. De plus, le caractère longitudinal de notre étude fournit des preuves supplémentaires quant à l'importance de la sensibilité cérébrale au chant. En effet, les seules relations significatives entre les réponses cérébrales néonatales et le vocabulaire expressif à 18 mois ont été constatées dans cette condition uniquement (Figure 2B et 2C).

Pourquoi le chant peut-il faciliter la segmentation de la parole chez le bébé ? Si l'on considère les similitudes acoustiques entre la musique et le parlé-bébé [6] qui pourraient favoriser les processus de codage prédictif et attentionnels [24,25] ainsi que le pouvoir de la musique à transmettre des émotions [26], le chant pourrait ainsi stimuler l'attention exogène et les processus émotionnels chez les bébés. La présence d'indices mélodiques peut également avoir déclenché des processus liés à la récompense favorisant à leur tour la segmentation de la parole grâce à des mécanismes d'apprentissage par renforcement. En effet, le rôle de la récompense dans l'apprentissage du langage et dans l'apprentissage auditif en général, a été récemment proposé [27,28].

En conclusion, malgré le fait que cette étude puisse présenter plusieurs limitations liées au choix des stimuli, au design et aux analyses, nos

résultats montrent l'importance du chant dans la segmentation de la parole, une des premières étapes de l'acquisition du langage.

Remerciements

Je suis extrêmement reconnaissant envers la Fondation Fyssen pour m'avoir donné l'opportunité d'effectuer ce passionnant projet post-doctoral.

Je remercie chaleureusement Dr. Rodriguez-Fornells et Dr. Bosch de l'Université de Barcelone ainsi que tous les membres de leurs équipes respectives pour leur accueil et leur soutien indéfectible dans la mise en place et la conduite de ce projet de recherche. Je remercie Dr. Agut-Qijano pour m'avoir permis d'entrer

dans le service de néonatalogie de l'hôpital Sant Joan de Déu. Je remercie Dr. Teixido pour m'avoir aidé dans l'acquisition des données. Finalement, je remercie tout particulièrement les familles qui ont bien accepté de participer à ce long projet.

Bibliographie

- [1] Kisilevsky, B.S., et al. (2009). Fetal sensitivity to properties of maternal speech and language. *Infant behav. Dev.*, 32(1), 59-71.
- [2] Granier-Deferre, C., Ribeiro, A., Jacquet, A.Y., Bassereau, S. (2011). Near-term fetuses process temporal features of speech. *Dev. Sci.*, 14(2), 336-352.
- [3] Brandt, A.K., Slevc, R., Gebrian, M. (2012). Music and early language acquisition. *Frontiers in Psychology*, 3:327.
- [4] Patel, A. D. (2010). Music, language, and the brain. Oxford university press.
- [5] Fernald, A. et al. (1989). A cross-language study of prosodic modifications in mothers' and fathers' speech to preverbal infants. *J. of Child Language*, 16, 477-501.
- [6] Papousek, M., Papousek, H., Bornstein, M. (1985). The naturalistic vocal environment of young infants: On the significance of homogeneity and variability in parental speech. In T.M. Field, & N.A. Fox (Eds.), *Social Perception in Infants* (pp. 269-297). Norwood, NJ: Ablex.

Ces résultats sont les premiers à montrer le pouvoir prédictif des indices électrophysiologiques néonataux de segmentation de la parole sur le développement du vocabulaire expressif à 18 mois.

- [7] Lebedeva, G.C., Kuhl, P.K. (2010). Sing that tune: infants' perception of melody and lyrics and the facilitation of phonetic recognition in songs. *Infant Behav. Dev.*, 33(4): 419-430.
- [8] Thiessen, E.D., Saffran, J.R. (2009). How the melody facilitates the message and vice versa in infant learning and memory. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1169(1), 225-233.
- [9] Brent, M.R., Siskind, J.M. (2001). The role of exposure to isolated words in early vocabulary development. *Cognition*, 81(2), B33-B44.
- [10] Saffran, J.R., Aslin, R.N., Newport, E.L. (1996). Statistical learning by 8-month old infants. *Science*, 274, 1926.
- [11] Cunillera, T., Toro, J.M., Sebastián-Galles, N., Rodríguez-Fornells, A. (2006). The effects of stress and statistical cues on continuous speech segmentation: an event-related brain potential study. *Brain Research*, 1123(1), 168-178.
- [12] Peña, M., Bonatti, L., Nespor, M., Mehler J. (2002). Signal-Driven Computations in Speech Processing. *Science*, 298, 604.
- [13] Bosseler, A.N., Teinonen, T., Tervaniemi, M., Huotilainen, M. (2016). Infant Directed Speech Enhances Statistical Learning in Newborn Infants: An ERP Study. *PLoS ONE*, 11(9), e0162177.
- [14] Schön, D. et al. (2008). Song as an aid for language acquisition. *Cognition*. 106 (2), 975.
- [15] Mattys, S.L., Jusczyk, P.W., Luce, P.A., Morgan, J.L. (1999). Phonotactic and prosodic effects on word segmentation in infants. *Cogn. Psychol.*, 38(4), 465-494.
- [16] Conboy, B.T., Rivera-Gaxiola, M., Silva-Pereyra, J., Kuhl, P.K. (2008). Event-related potential studies of early language processing at the phoneme, word, and sentence levels. *Early Lang. Dev.*, 5, 23-64.
- [17] Koojiman, V., Hagoort, P., Cutler, A. (2005). Electrophysiological evidence for prelinguistic infants' recognition in continuous speech. *Cogn. Brain Res.*, 24, 109-116.
- [18] Cunillera, T. et al. (2009). Time course and functional neuroanatomy of speech segmentation in adults. *NeuroImage* 48(3), 541-553.
- [19] De Diego Balaguer, R., Toro, J.M., Rodríguez-Fornells, A., Bachoud-Lévi, A.C. (2007). Different Neurophysiological Mechanisms Underlying Word and Rule Extraction from Speech. *PLoS ONE*. 2 (11), e1175.
- [20] François, C., Jaillet, F., Takerkart, S., Schön, D. (2014). Faster sound stream segmentation in musicians than in nonmusicians. *PLoS ONE*, 9(7):e101340.
- [21] Teinonen, T., Fellman, V., Näätänen, R., Alku, P., Huotilainen, M. (2009). Statistical language learning in neonates revealed by event-related brain potentials. *BMC Neuroscience*, 13, 10.
- [22] Newman, R., Ratner, N.B., Jusczyk, A.M., Jusczyk, P.W., Dow, K.A. (2006). Infants' early ability to segment the conversational speech signal predicts later language development: a retrospective analysis. *Dev. Psychology*, 42(4): 643-655.
- [23] Singh, L., Reznick, J.S., Xuehua, L. (2012). Infant word segmentation and childhood vocabulary development: a longitudinal analysis. *Dev. Sci.*, 15(4), 482-495.
- [24] Ylinen, S., Bosseler, A., Junntila, K., Huotilainen, M. (2017). Predictive coding accelerates word recognition and learning in the early stages of language development. *Dev. Sci.* 20(6).
- [25] De Diego-Balaguer R, Martinez-Alvarez A, Pons F. (2016). Temporal Attention as a Scaffold for Language Development. *Frontiers in Psychology*, 7:44.
- [26] Koelsch, S. (2010). Towards a neural basis of music-evoked emotions. *Trends Cogn. Sci.* 14(3), 131-137.
- [27] Ripollés, P. et al. (2014). The role of reward in word learning and its implications for language acquisition. *Curr. Biol.* 24(21), 2606-2611.
- [28] Kraus, N., White-Schwoch, T. (2015). Unraveling the biology of auditory learning: A Cognitive-Sensorimotor-Reward framework. *Trends Cogn. Sci.* 19(11), 642-654.

Introduction

As early as the third month of gestation, the fetus can perceive and memorize his mother's voice as well as melodies [1,2]. After birth, infants will continue to be exposed to both language and music [3], domains that share important structural similarities and may rely on

overlapping cerebral resources [4]. In this context, it is interesting to note that across languages, adults often prefer to use infant-directed speech (IDS) instead of adult-directed speech (ADS) when communicating with infants [5]. IDS is a specific speech register with “musical characteristics” such as exaggerated pitch contours, higher intensity level, longer duration, slower rate and a higher number of repetitions, which are also observed in infants’ songs [6]. Importantly, ID melodic information specifically benefits speech processing as well as language acquisition such as speech segmentation [7,8].

Speech segmentation is one of the first mandatory steps of language acquisition. In order to build their lexicon, infants have to pick up the words that are embedded in a continuous stream of syllables and to store them in memory. However, most of the words contained in children’ input do not occur in isolation even if single-word utterances are not exceptional [9]. Behavioral research has revealed that 8-months-old infants can segment a continuous stream of artificial tri-syllabic nonsense words after only 2 minutes of exposure and on the sole basis of the statistical structure of the syllables [10].

Interestingly, prosodic cues such as pauses or lexical stress can facilitate speech segmentation in adults and infants [11-13]. The consistent mapping of musical and linguistic information contained in sequences of sung syllables has been shown to facilitate speech stream segmentation in adults [14]. Taken together, these studies show that multiple cues to word boundaries such as statistical and prosodic cues play an important role in speech segmentation and therefore in language acquisition [15].

Electro-encephalographic (EEG) recordings have been successfully used to study early language acquisition processes [16]. EEG has been used to show that 10-months-old infants exhibit a decreasing positive component of the Event-Related Potential (ERPs) with increasing number of words repetitions [17]. While modulations of different ERP components through exposure to artificial speech streams have been reported in adults [18-20], only very few studies have been conducted in newborns [13,21].

Considering previous evidence showing the benefit of musical cues on speech segmentation

in adults [14], we developed an innovative procedure in which following an initial learning phase, newborns were exposed to a test phase in which illegal word-forms were pseudo-randomly inserted. This paradigm allowed us the tracking of both learning-related electrophysiological modulations and the outcome of the learning process. Finally, previous research in older infants has shown that behavioural and electrophysiological data obtained during speech segmentation tasks are associated with later language outcomes [22,23]. Based on these reports, we also aimed to assess the predictive power of neonatal EEG signatures of speech segmentation for later language outcomes such as expressive vocabulary at 18 months of age. We therefore longitudinally followed the neonates enrolled in the EEG study and gathered measures of expressive vocabulary at 18 months of age. We hypothesized that neonatal brain sensitivity to sung speech streams could be predictive of expressive vocabulary at 18 months of age.

Methods

We gathered the EEG data from 28 healthy sleeping full-term 2-days-old neonates in Sant Joan De Déu’s Hospital, Barcelona. During the recording session, infants were lying asleep while being presented with the auditory streams. For each condition (spoken and sung), the procedure consisted of a 3.5 minutes learning phase followed by an online test phase. In the spoken condition, all the syllables had a constant pitch resulting in a flat continuous stream of artificial syllables in which the only cue to word segmentation was transitional probabilities between adjacent syllables. In the sung condition, each syllable was sung on a unique pitch thus resulting in a repetitive continuous stream of sung syllables. Directly after each learning phase, the neonates were presented with an online test phase consisting of the presentation of continuous speech test streams in which statistically deviant words were pseudo-randomly inserted (**Figure 1**). The deviant words were built by reversing the order of the syllables composing each of the words. At 18 months, we gathered a parental estimate of expressive vocabulary size with the MacArthur-Bates Communicative Development Inventory (MCDI). The data of thirteen 18-months-old could be obtained.

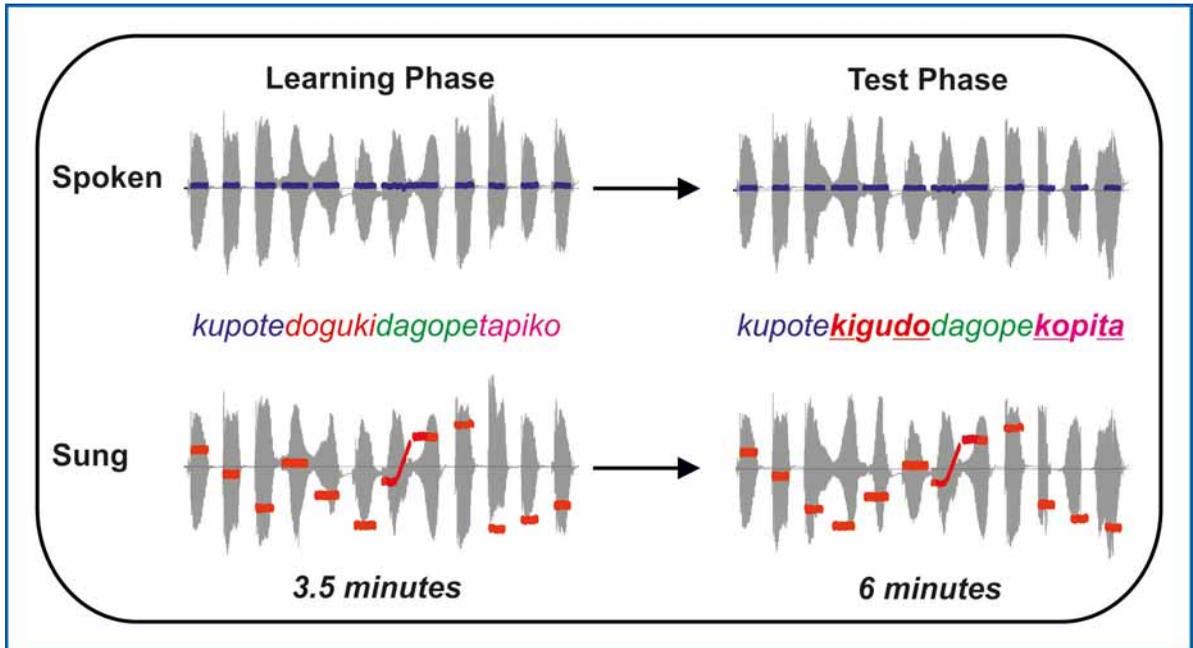


Figure 1: Illustration of the experimental procedure used with 2 days-old newborns. After a 3.5-minute learning phase (left side), an online test (right side) was performed in which new deviant words violating the statistical structure of the language appeared randomly in the stream. The purple traces represent the constant pitch used in the spoken condition for both learning and test phases. The red traces represent the varying pitches used in the sung condition for both learning and test phases.

Results

Neonatal electrophysiological data

During the learning phases, we analyzed the ERPs elicited by the onset of the tri-syllabic pseudo-words contained in the streams and tracked the evolution of this ERP component through exposure. We observed different patterns of ERP modulation as a function of exposure to the streams. The spoken streams induced a clear positivity during the first half followed by a centro-parietal negativity during the second half of the learning phase. By contrast, the sung streams elicited an opposite pattern with a fronto-central negative ERP component during the first half followed by a positivity during the second half of the learning phase (**Figure 2A**). During the test phases, we expected to observe two ERPs elicited by the first and last syllables of the illegal words. We found a clear positivity for the first and third syllable order violations (**Figure 2B**) in illegal compared to legal words. Compared to the spoken condition, we found significantly enhanced brain responses in the sung condition for the first and the second time-window suggesting that neonates were sensitive to changes in

the statistical structure for the sung but not for the spoken ones.

Relationships between neonatal brain responses of speech segmentation and expressive vocabulary at 18 months

We explored the link between the EEG measures collected at 2 days-old and the measures of expressive vocabulary gathered at 18 months. For the ERP variables of the learning phases, the correlation between the MCDI score with the learning effect in the sung condition was significant while it was not the case in the spoken condition (**Figure 2C**). For the ERP variables of the test phase, we also found a significant correlation between the second syllabic order change of the sung condition and the MCDI scores but this was not the case in the spoken condition (**Figure 2D**). These results are the first to show the predictive power of neonatal EEG features of speech segmentation on later expressive vocabulary.

Discussion

The present study extends to neonates previous findings showing a clear benefit of songs

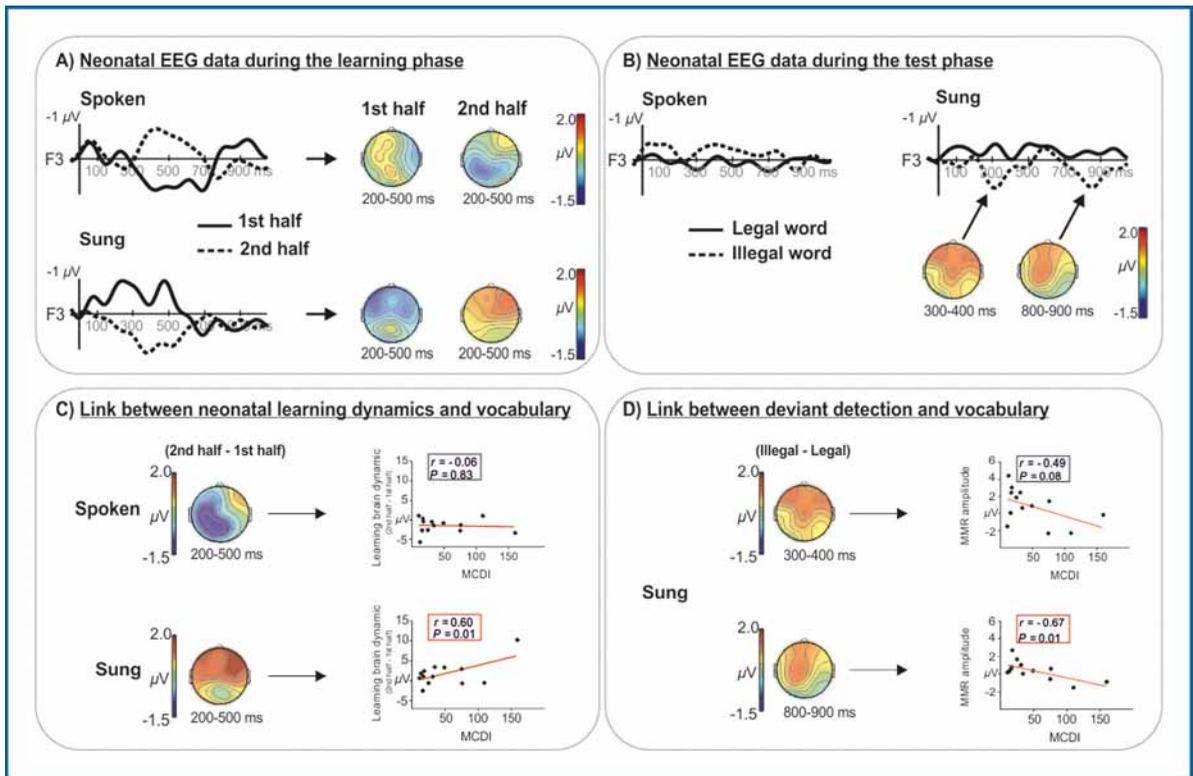


Figure 2: **A)** Neonatal brain dynamics collected during the learning phases for the two experimental conditions and showing the time-course of the learning effects. Grand average ERPs at F3 electrode across 27 babies elicited by the onset of the pseudo-words during each half (thick = 1st half, dotted = 2nd half) of the learning phases and in both conditions (spoken and sung). The topographical maps show the distribution of the mean amplitude in the 200-500 ms latency band for each half of the learning phases. **B)** Neonatal brain responses collected during the test phases. Grand average ERP at F3 electrode across 26 newborns for legal and illegal word (thick = legal, dotted = illegal words) of the test phases in both conditions. The topographical maps show the distribution of the mean amplitude for illegal words in the significant time-windows. **C)** Link between neonatal brain responses in the learning phases and expressive vocabulary measures. The scatter plots show the correlations between both the raw MCDI scores and the learning brain dynamics averaged across all channels and for each condition. **D)** Link between neonatal brain responses in the test phases of the sung condition and expressive vocabulary measures. The scatter plots show the correlations between the raw MCDI scores and the mean amplitude of the difference waveform (illegal minus legal words) for the two time-windows averaged across all EEG channels.

for adults' speech segmentation [14]. The dynamic pattern of ERPs through the learning phases is in line with previous studies in adults showing a clear link between the learning brain dynamics and the recognition of the newly segmented words [18-20]. The modulation of ERP components has been also reported in a previous study with older infants assessing segmentation of natural speech [17]. The repetitive 3-tones pitch patterns in the sung streams contained changes in pitch-contour and in pitch intervals at word boundaries that could have facilitated the grouping of syllables via enhanced gestalt properties

[14] which would explain the different dynamics observed during the learning phases. Besides this, we observed that illegal deviant words induced enhanced brain responses for the violations occurring at the first and last syllable positions in the sung condition only. This result suggests that sung streams facilitated the building of strong memory traces by triggering expectations that may facilitate the detection of structural violations. Moreover, the longitudinal design used here provides additional evidence for the importance of the brain sensitivity to songs as the only significant relationships

between neonatal brain responses and expressive vocabulary at 18 months were found for this condition only (**Figure 2B** and **2C**).

Why could the sung condition have facilitated neonatal speech segmentation? Considering the acoustic similarities between IDS and music [6] which may increase predicting coding and attentional processes [24,25] as well as the capacity of music to convey emotions [26], songs could boost exogenous attention and emotion in babies. The presence of melodic cues may have induced stronger reward-related processes promoting speech segmentation through reinforcement learning mechanisms. Indeed, the role of reward in word learning and auditory learning, in general, has been recently proposed [27,28]. To conclude, despite the fact that this study may present several limitations related to the choice of stimuli, design, and analyses, our

These results are the first to show the predictive power of neonatal EEG features of speech segmentation on later expressive vocabulary.

results converge in showing the importance of songs on speech segmentation, one of the first steps of language acquisition.

Acknowledgments

I am grateful to the Fyssen Foundation for giving me the opportunity to conduct such an exciting post-doctoral research. I warmly thank Dr. Bosch and Dr. Rodriguez-Fornells from the University of Barcelona for hosting me and for their unstoppable support in the all the steps of this very time-consuming project. I also wish to thank Dr. Thaïs Agut for giving me the opportunity to step in the neonatology unit of Sant Joan de Deu hospital. I also warmly thank Dr. Teixido for helping me in collecting the data. Finally, I thank all the families and their babies for participating in the project.

Retrouver le contenu de la mémoire de travail et la règle de sélection à partir de l'activité cérébrale

Romain QUENTIN

NINDS, Bethesda, USA

Résumé

La mémoire de travail est notre capacité à maintenir temporairement de l'information pour une utilisation future. Cette capacité est nécessaire pour apprendre, raisonner, mettre à jour des informations et exécuter des tâches visuo-motrices quotidiennes. Or, comment le cerveau encode et maintient l'information en mémoire n'est pas encore connu. Le cerveau doit sélectionner un contenu particulier et le maintenir en fonction d'objectifs en constante évolution. Les études antérieures sur la mémoire de travail ont souvent confondu cette règle de sélection indiquant ce qu'il faut retenir (par exemple, mémoriser la couleur de la voiture) avec le contenu de la mémoire réelle (par exemple, rouge). Dans cette expérience, nous avons utilisé des enregistrements de magnétoencéphalographie (MEG) et de nouveaux algorithmes d'apprentissage automatique pour déterminer la dynamique spatio-temporelle du maintien du contenu de la mémoire et de la règle de sélection dans le cerveau, ainsi que le mécanisme neuronal permettant ce maintien à court terme. Nous avons développé une tâche originale de mémoire de travail, dans laquelle deux stimuli visuels avec différentes orientations de lignes et différentes fréquences spatiales ont été brièvement présentés au participant. Après un court délai, une instruction indiquait quelle caractéristique visuelle (fréquence ou orientation spatiale) et de quel stimulus (gauche ou droit) le participant devait se souvenir. Nous avons appliqué des algorithmes d'apprentissage automatique au signal MEG pour décoder i) les caractéristiques visuelles des stimuli immédiatement après leur présentation, ii) le contenu visuel spécifique conservé en mémoire (élément indiqué par l'indice) et iii) le maintien de la règle qui spécifie quelle caractéristique visuelle doit être mémorisée. Un groupe de 23 adultes en bonne santé a effectué cette tâche pendant que le signal MEG était enregistré. Nous avons pu décoder i) plusieurs éléments visuels intégrés dans les premières étapes du traitement, ii) le contenu de la mémoire de travail et iii) la règle de sélection pendant plusieurs secondes après sa présentation, montrant que la règle est maintenue par une activité persistante. Notre capacité à agir de manière appropriée dans un environnement en constante évolution dépend d'une capacité du cerveau à encoder l'information pertinente à la tâche par une activité neurale persistante.

Mots-clés

Mémoire de travail visuelle, sélection en mémoire, magnétoencéphalographie, décodage de l'activité cérébrale

Tracking the working memory content and the rule selection from brain activity

Abstract

Working memory is our ability to temporarily hold information available for processing. It is required for learning, reasoning, updating information, and performing everyday visuomotor tasks. However, how the brain encodes and maintains information in memory is not yet known. Our brain needs to select which memory content to retrieve based on constantly changing goals. In previous studies on working memory, brain activity corresponding to this rule selection indicating what to

remember (e.g., remember the color of the car), has often been mixed up with the actual memory content (e.g., red). In this experiment, we used magnetoencephalography (MEG) recordings and novel machine-learning algorithms to determine the spatiotemporal dynamics of the content and the rule selection maintenance in the brain and the neural mechanism that allows this short-term maintenance. We developed an original working memory task in which two visual stimuli with different line orientations and spatial frequencies were briefly presented to the participant. After a short delay, a post-cue instruction indicated which visual feature (spatial frequency or orientation) and which stimulus (left or right) the participant had to remember. We applied machine-learning algorithms to MEG brain signal to decode i) the visual features of the stimuli immediately after their presentation, ii) the specific visual content maintained in memory (cued item) and iii) the maintenance of the rule that specifies which visual feature had to be remembered. A group of 23 healthy adults performed this task while MEG signal was recorded. We were able to decode i) several visual features embedded in early stages of processing, ii) the working memory content and iii) the working memory rule for several second after its presentation, showing that the rule is maintained by a persistent activity. We conclude that our ability to act appropriately in a constantly changing environment depends on the capacity of the brain to encode and maintain task-relevant information via a persistent neural activity.

Keywords

Visual working memory, memory selection, magnetoencephalography, brain activity decoding

Introduction

La mémoire de travail permet le maintien transitoire et le traitement d'informations nouvelles ou stockées (Baddeley et Hitch 1974, Baddeley 2010). C'est un processus crucial pour un large éventail de tâches cognitives dans la vie quotidienne (Klingberg 2010). L'exemple classique est la mémorisation d'un numéro de téléphone pendant quelques secondes avant de le composer. Mais la mémoire de travail va au-delà de cette tâche et est présente dans presque toutes les tâches que nous devons réaliser. En lisant ces phrases par exemple, vous devez maintenir pendant quelques secondes les mots précédents pour comprendre la signification du texte. La même logique s'applique lorsque vous conversez avec un ami, conduisez une voiture ou même acquérez une nouvelle capacité motrice. Comment le cerveau encode, sélectionne et maintient un contenu en mémoire n'est pas encore résolu. Les études de neuro-imagerie ont associé à la mémoire de travail un vaste réseau de neurones, qui comprend des aires sensorielles (Haxby et al., 2001; Haxby, 2012; King et Dehaene, 2014), des aires attentionnelles et des régions préfrontales (McCarthy et al., 1994 ; 1998, Wager et Smith, 2003). Néanmoins, la majorité de ces études n'ont pas dissocié le contenu en mémoire de la

règle qui spécifie quelle caractéristique nous voulons retenir, de sorte qu'elles ne sont pas conclusives sur le rôle de ces régions pendant les processus de mémoire de travail. Par exemple, le fait que le cortex préfrontal est essentiel dans la mémoire de travail a été établi depuis longtemps à partir d'études chez des patients présentant des lésions cérébrales (Bauer et Fuster 1976, Funahashi et Kubota 1994), et des études d'IRMf et de stimulation cérébrale (Mottaghy et al., 2002). Cependant, et malgré de multiples tentatives, le contenu de la mémoire de travail est resté remarquablement difficile à extraire des réponses neuronales prolongées qui sont générées par le cortex préfrontal (Christophel et al., 2012; Stokes 2015). Récemment, l'introduction de l'analyse de modèles multivariés (MVPA pour *Multivariate Pattern Analysis*) basée sur des algorithmes d'apprentissage automatique (Haxby et al., 2001, Haxby, 2012, King et Dehaene, 2014) a constitué une amélioration majeure dans l'analyse des données d'imagerie cérébrale. Des analyses MVPA ont permis de décoder des contenus spécifiques de l'activité cérébrale (Christophel et al., 2012, Cichy et al., 2015, King et al., 2016). Ces analyses permettent l'identification de *patterns* d'activité cérébrale très spécifiques liés au comportement d'intérêt. Elles ont initialement été utilisées sur des données d'IRMf pour étudier la

représentation neuronale des visages et la reconnaissance des objets (Haxby et al., 2001). Plus récemment, cette méthode a été appliquée sur des enregistrements de l'activité cérébrale avec une haute résolution temporelle comme la magnétoencéphalographie (MEG). Des études récentes ont exploré si le maintien d'un élément spécifique dans la mémoire est codé dans une activité neuronale soutenue, ou si à l'inverse ce maintien ne nécessite pas le déclenchement actif des neurones mais est codé grâce à un mécanisme de plasticité à court terme (activité silencieuse). En utilisant les analyses MVPA, ces études ont échoué à décoder un contenu de mémoire de travail pendant son maintien mais ont réussi à le décoder plus tard si la réactivation était favorisée par certaines conditions (Stokes 2015, Wolff et al., 2015). Ces résultats sont intéressants car ils suggèrent que notre cerveau pourrait s'adapter rapidement à un nouvel objectif ou une nouvelle situation par un mécanisme de plasticité structurelle et non par une activité fonctionnelle soutenue. Cette hypothèse est cohérente avec l'existence d'une plasticité à court terme observée au niveau synaptique et au niveau glial (Zucker et Regehr 2002). Des études antérieures ont démontré qu'un indice post-stimulus sélectionnant un contenu spécifique augmente la performance de mémoire de travail (Griffin et Nobre, 2003, Murray et al., 2013). Bien que cette sélection de la règle semble impliquer des régions frontales (D'Esposito et Postle, 2015, Griffin et Nobre, 2003, Rowe et al., 2000), il reste à comprendre la dynamique spatio-temporelle de cette sélection et la priorisation du contenu de la mémoire qui en découle. Dans cette étude, nous avons utilisé des techniques d'apprentissage automatique pour décoder à partir d'enregistrements magnétoencéphalographiques le contenu sensoriel, son maintien dans le temps et, de manière critique, la transformation sélective de ces contenus sensoriels pendant une tâche de mémoire de travail.

Méthodes

Participants et sessions expérimentales

Un groupe de 40 volontaires sains a participé à cette étude. Tous les participants ont donné leur consentement éclairé. La procédure expérimentale a été approuvée par le Conseil de Protection des Personnes (IRB pour *Institutional Review Board*) du *National Institute of Neurological Disorders and Stroke* (NINDS). Les volontaires

ont reçu une compensation financière pour leur participation. Avant la session expérimentale, leur état physique et neurologique a été évalué par un praticien autorisé. Les critères d'inclusion étaient des antécédents physiques et neurologiques normaux, aucune contradiction à l'IRM, aucune utilisation de médicaments psychoactifs et une vision normale ou corrigée à la normale. Afin d'obtenir suffisamment d'essais corrects pendant les enregistrements MEG, nous avons évalué les performances des participants pendant une session comportementale sans enregistrement cérébral. Les participants avec plus de 75 % de réponses correctes lors de cette première session comportementale (23 participants) ont été retenus et se sont présentés pour une session d'IRM structurale et deux sessions MEG. L'un de ces participants n'a pas pu se présenter pour la deuxième session MEG. Les données de ces 23 participants ont été utilisées dans toutes les analyses décrites dans cette étude.

Acquisition IRM

Les données d'imagerie par résonance magnétique (IRM) ont été acquises avec un scanner Siemens Skyra 3T et une antenne à 32 canaux. Des images haute résolution ($1 \times 1 \times 1 \text{ mm}^3$) 3D pondérées en T1 (MPRAGE) ont été acquises (temps de répétition = 2300 ms, temps d'écho = 4,18 ms, taille de la matrice = 256×256 et 176 coupes sagittales avec 1 mm d'épaisseur).

Enregistrements MEG

L'activité neuromagnétique a été enregistrée avec une fréquence d'échantillonnage de 1200 Hz sur un système de magnétoencéphalographie (MEG) CTF à 275 canaux (MEG International Services, Ltd., Coquitlam, BC, Canada). L'appareil MEG était logé dans une pièce avec blindage magnétique. Pendant l'enregistrement, les participants étaient assis seuls dans la salle MEG et leur tête était positionnée au centre de la rangée de capteurs.

Tâche de mémoire de travail visuelle

Pendant l'expérience, les stimuli visuels étaient affichés sur un ordinateur portable MacBook Pro avec MATLAB (Mathworks, Natick, MA, USA) et Psychophysics Toolbox (Psychtoolbox-3) (Brainard, 1997). Pendant la séance MEG, les stimuli visuels étaient projetés sur un écran translucide devant les participants. Chaque essai commençait avec un point de fixation au milieu de l'écran. Les

participants devaient fixer le point de fixation pendant l'ensemble de l'essai. Après 200 à 300 millisecondes, deux stimuli visuels, un dans chaque moitié du champ visuel, ont été présentés simultanément pendant 100 millisecondes (**Figure 1**). Chaque stimulus présentait l'une des cinq fréquences spatiales possibles et l'une des cinq orientations des lignes possibles. Après 900 ± 100 millisecondes, les participants recevaient une indication visuelle indiquant le côté (gauche ou droit) et la caractéristique (orientation ou fréquence spatiale) à comparer à un stimulus-test apparaissant $1\,500 \pm 100$ millisecondes plus tard. Les participants devaient déterminer si la caractéristique visuelle indiquée par l'indice était identique ou différente de celle sur le stimulus-test en répondant avec la main droite grâce à 2 boutons. L'essai se terminait avec la disparition du

stimulus-réponse après la réponse des participants. Un essai durait en moyenne 3562 ± 133 millisecondes. Les mouvements oculaires ont été suivis tout au long de l'essai avec un oculomètre (Eyelink 1000, SR Research, Mississauga, ON, Canada) pour assurer une fixation centrale correcte. La fixation était considérée rompue lorsque le regard des participants était enregistré à l'extérieur d'un cercle de 2 cm centré sur le point de fixation, ou si les participants clignaient des yeux entre le début du stimulus et le début du stimulus-test. Dans ce cas, les participants recevaient un message d'alerte écrit et l'essai avorté était fusionné avec les essais restants pour être répété plus tard. La session se terminait après 400 essais avec une fixation correcte. La session était divisée en blocs de 50 essais avec une fixation correcte. Entre chaque bloc, la position de la tête

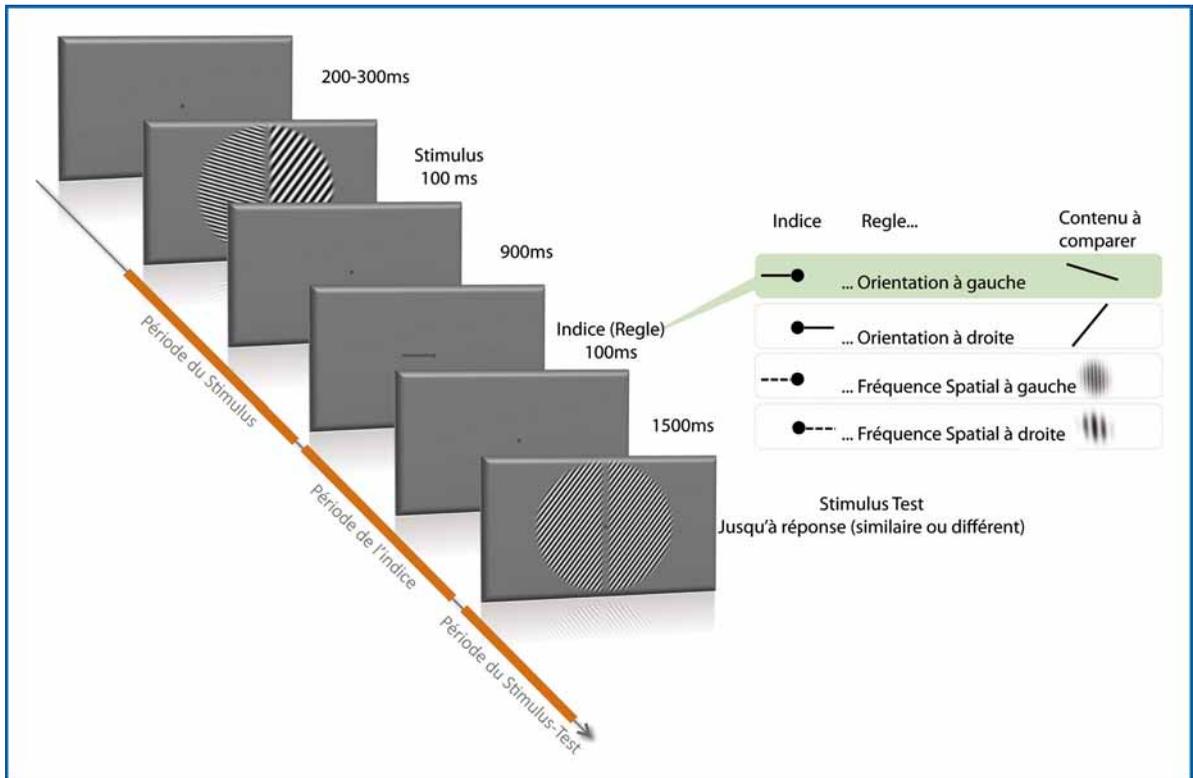


Figure 1 : Tâche de mémoire de travail visuelle. Séquence d'événements au cours d'un essai potentiel. Le stimulus apparaît pendant 100 millisecondes et possède quatre attributs visuels différents, la fréquence spatiale à gauche et à droite, et l'orientation des lignes à gauche et à droite. Après un délai de 900 millisecondes, un indice apparaît pendant 100 millisecondes et indique quel attribut visuel le participant doit comparer avec le stimulus-test. L'indice peut être à gauche ou à droite et peut être une ligne pleine ou pointillée. Dans cet essai particulier, l'indice est une ligne continue à gauche, indiquant que le participant doit comparer l'orientation des lignes sur le côté gauche avec l'orientation des lignes dans le stimulus-test. Dans ce cas particulier, la bonne réponse est « différent ».

du participant était enregistrée. Si la tête avait bougé de plus de 0,3 mm, les participants repositionnaient leur tête à sa position initiale (enregistrée pendant le premier bloc). Pour cela, ils visionnaient leur position en temps réel, ainsi que la position initiale à laquelle ils devaient revenir.

Tâche contrôle

Pour s'assurer que nos résultats sur la règle de sélection sont spécifiques à la règle et non au signal visuel de l'indice, une tâche contrôle a été effectuée dans 22 sessions pendant les enregistrements MEG avant la tâche de mémoire de travail visuelle. Au cours de cette tâche, l'un des quatre indices utilisés pendant la tâche principale de mémoire de travail apparaissait toutes les 1 500 millisecondes. Le participant devait simplement appuyer sur un bouton si deux indices consécutifs étaient similaires. Le même système d'enregistrement des mouvements oculaires en ligne a été utilisé. Cette tâche de contrôle se terminait après 160 essais avec une fixation correcte et sans clignement.

Analyse MEG

L'activité cérébrale MEG a été filtrée entre 0,5 et 30 Hz. Les données ont été analysées à l'aide d'une modélisation linéaire multivariée, en suivant la méthode de King et al. (King et Dehaene, 2014, King et al., 2016). Le signal MEG a été coupé en périodes centrées autour du stimulus ([-0,2s 0,9s]), de l'indice ([-0,2s 1,5s]) et du stimulus-test ([-0,2s 0,4s]). L'analyse de décodage MVPA consistait à noter la capacité d'un estimateur à prédire la valeur d'une variable spécifique y (par exemple la fréquence spatiale ou l'orientation de ligne mémorisée) à partir du signal cérébral. Plus précisément, cela consistait à : 1) ajuster un estimateur linéaire w à un sous-ensemble d'apprentissage de X (X_{train}), 2) à partir de cet estimateur, prédire une estimation (\hat{y}_{test}) de la variable (y_{test}) sur un sous-ensemble de test séparé (X_{test}) et enfin 3) évaluer le score de décodage en comparant ces prédictions à la valeur réelle de la variable ($score(y_{test}, \hat{y}_{test})$). Des estimateurs de régressions ont été utilisés pour décoder les caractéristiques visuelles (fréquence spatiale

et orientation des lignes, 5 possibilités pour chacun) et ont été testés avec un coefficient de corrélation de Spearman R (compris entre -1, et 1, chance = 0). Des estimateurs de classification ont été utilisés pour décoder les variables binaires (type ou côté de l'indice) et ont été testés avec une mesure d'aire sous la courbe empirique appliquée à tous les essais (entre 0 et 1, chance = 0,5). En outre, chaque estimateur a été testé sur sa capacité à généraliser dans le temps, c'est-à-dire à avoir des scores de décodage au-dessus du niveau de la chance à d'autres moments que celui auquel il a été entraîné. Les résultats de cette généralisation dans le temps sont présentés dans une matrice 2D avec le temps d'entraînement sur l'axe vertical et le temps de test sur l'axe horizontal.

Une fine diagonale de décodage au-dessus du niveau de la chance signifie qu'un classificateur formé à un moment donné ne généralise pas à d'autres points temporels : la représentation neuronale a changé dans le temps. Inversement, une matrice de type carré montre qu'un classificateur formé à un moment peut généraliser à d'autres points de temps, suggérant que la représentation neuronale est stable dans le temps.

Statistiques

Chaque analyse a été réalisée pour chaque sujet séparément en utilisant tous les essais d'intérêt, c'est-à-dire tous les essais pour le décodage des caractéristiques visuelles du stimulus, ainsi que le côté et le type de l'indice ; pour le contenu de la mémoire, l'analyse utilisait soit les essais dont l'indice indiquait de se souvenir d'une fréquence spatiale, soit les essais dont l'indice indiquait de se souvenir d'un angle. Au niveau du groupe, les tests statistiques de chaque estimateur à chaque temps mesuré dans la matrice de généralisation ont été réalisés avec des tests de Student, suivis par des corrections pour comparaisons multiples basées sur des tests de permutation au niveau des *clusters* (Maris et Oostenveld 2007) en utilisant les paramètres par défaut de MNE (Gramfort et al., 2014). Les aires colorées sous les courbes de performance de décodage,

« En enregistrant l'activité magnétique du cerveau, nous pouvons décoder l'information présente dans la mémoire et étudier le processus de sélection et de maintien de cette information. »

ainsi que la courbe de contour en pointillé sur la matrice de généralisation temporelle correspondent à la valeur $p < 0,05$ de ce test de permutation. Pour tester les performances de décodage sur toute une fenêtre temporelle, les performances de décodage ont été moyennées sur l'ensemble des échantillons pour chaque participant et chaque période à partir du début de l'événement (stimulus, indice ou stimulus-test) puis testées au niveau du groupe avec un test de Student comparant les moyennes au niveau de la chance (***, **, * indiquent respectivement $p < 0,001$, $p < 0,01$ et $p < 0,05$).

Résultats

Notre tâche expérimentale permet de dissocier une période « iconique », pendant laquelle les participants maintiennent la mémoire sensorielle des cibles visuelles, de la période de « mémoire de travail » durant laquelle les participants doivent extraire sélectivement une caractéristique visuelle de leur mémoire tampon pour se préparer à une tâche. En enregistrant l'activité magnétique du cerveau, nous pouvons décoder l'information présente dans la mémoire et étudier le processus de sélection et de maintien de cette information.

Encodage en parallèle de quatre éléments visuels présents dans une scène (période iconique)

Nous avons d'abord utilisé des analyses MVPA pendant la présentation du stimulus visuel et juste après, afin de tester si les quatre attributs visuels (angle de la cible à gauche et à droite, et fréquence spatiale de la cible à gauche et à droite) sont codés dans les réponses précoces du cerveau au stimulus visuel. Nos résultats montrent que les quatre caractéristiques visuelles peuvent être décodées peu après le début du stimulus et pendant plusieurs centaines de millisecondes (**Figure 2**). Spécifiquement, les performances de décodage pour les fréquences spatiales à gauche et à droite commencent à être significativement au-dessus du niveau de la chance respectivement 33 et 25 millisecondes après le début du stimulus, avec un pic de performance autour de 50 millisecondes. La performance de décodage sur l'ensemble de la période du stimulus est significativement au-dessus du niveau de la chance pour les fréquences spatiales à droite et à gauche ($p < 0,001$), mais pas pendant la période de l'indice ou la période du

stimulus-test. La performance de décodage pour l'angle à gauche et l'angle à droite commence à être significativement au-dessus du niveau de la chance respectivement 41 et 50 millisecondes après le début du stimulus, avec un pic autour de 100 millisecondes. La performance de décodage sur l'ensemble de la période du stimulus est significativement au-dessus du niveau de la chance pour les angles à gauche et à droite ($p < 0,001$) ainsi que pour l'époque de l'indice (angle à droite : $p < 0,001$; angle à gauche : $p < 0,01$) et l'époque du stimulus-test (les deux $p < 0,001$). Les performances de décodage pour les fréquences spatiales sont cinq fois plus grandes que pour les angles lors de la perception visuelle. Ainsi, les quatre caractéristiques visuelles ont été codées simultanément dans la réponse neuronale précoce jusqu'à plusieurs centaines de millisecondes.

La règle de sélection est codée dans une activité stable (période de mémoire de travail)

L'indice apparaît 900 millisecondes (± 50 ms) après le début du stimulus. L'indice peut être une ligne pleine ou une ligne pointillée, présentée à gauche ou à droite. Nos résultats montrent que le côté de l'indice (règle spatiale) et le type de l'indice (règle d'objet) peuvent être décodés peu après la présentation de l'indice et pendant toutes les périodes de l'indice et du stimulus-test (**Figure 2** et **Figure 3**). Plus précisément, les performances de décodage pour le côté et le type d'indice commencent à être significativement au-dessus du niveau de la chance respectivement 58 et 75 millisecondes après le début de l'indice. La performance de décodage sur l'ensemble de la période de l'indice est significativement au-dessus du niveau de la chance pour les deux règles ($p < 0,001$), ainsi que pendant l'époque du stimulus-test (**Figure 2**). Les performances de décodage pour le côté sont plus grandes que pour le type. Les analyses de généralisation dans le temps montrent une représentation très stable pour les deux règles (**Figure 3**), indiquant que le même *pattern* d'activité encode la règle pendant plus d'une seconde. Pour s'assurer que nous décodons la règle associée à l'indice, et pas seulement les caractéristiques visuelles de l'indice, nous avons effectué une tâche de contrôle sur l'indice (voir la section Méthodes). Pour le côté de l'indice, les deux performances de décodage (avec et sans règle associée à l'indice) sont similaires pendant les 200 premières millisecondes après l'indice,

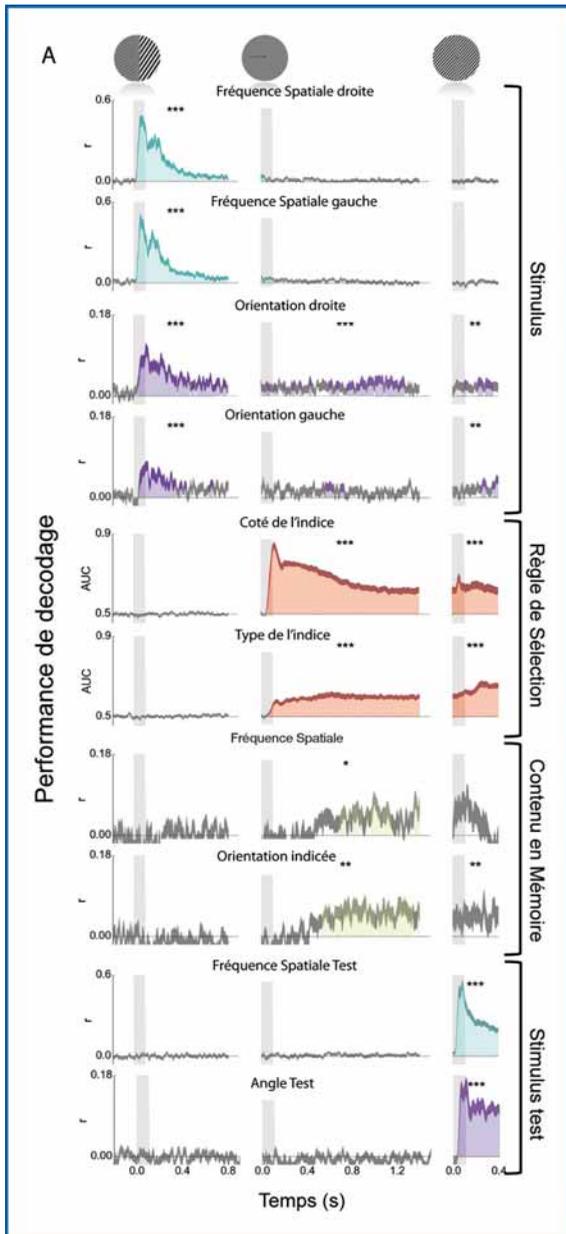


Figure 2 : Dynamique neuronale de la perception visuelle, de la sélection de la règle, et du contenu de la mémoire. Évolution temporelle des performances de décodage sur la base des réponses MEG évoquées. L'axe des abscisses correspond au temps relatif à chaque image (stimulus, indice, stimulus-test) et l'axe des ordonnées correspond aux performances de décodage. Les barres verticales grises indiquent la présentation visuelle de chaque image. Les zones colorées indiquent les *clusters* de performances de décodage significatifs ($p < 0,05$ après correction). Les barres d'erreur indiquent l'erreur-type du groupe de participants.

mais celle sans règle chute rapidement après 200 millisecondes pour rester proche du niveau de la chance. Pour le type de l'indice, la performance de décodage sans règle n'est jamais significativement différente du niveau de la chance. Sur l'ensemble de l'époque, et pour le côté et le type de l'indice, la différence entre la condition avec une règle et celle sans la règle est significative ($p < 0,001$) (**Figure 3**).

Le contenu de la mémoire est transformé et encodé dans une activité persistante (période de mémoire de travail)

Nos résultats montrent que l'angle et la fréquence spatiale indiqués par l'indice peuvent être retrouvés dans les données MEG. La performance de décodage pour les deux caractéristiques commence à augmenter autour de 500 millisecondes et reste ensuite au-dessus du niveau de la chance jusqu'à l'apparition du stimulus-test (**Figure 4a**). La performance de décodage sur l'ensemble de l'époque de l'indice est significativement au-dessus du niveau de la chance à la fois pour l'angle indiqué et la fréquence spatiale indiquée (respectivement $p < 0,001$ et $p < 0,01$). Les analyses de généralisation dans le temps suggèrent une représentation stable dans le temps pour les deux caractéristiques (**Figure 4b**). Au contraire, la performance de décodage pour l'angle ou la fréquence spatiale non indiqués par l'indice restent au niveau de la chance (**Figure 4**).

Discussion

Dans notre expérience, nous avons utilisé des analyses MVPA à travers l'espace, le temps et les conditions expérimentales pour étudier comment le cerveau humain code, maintient et sélectionne des informations visuelles pendant la mémoire de travail. Ces analyses ont révélé non seulement le moment où l'information est activement présente dans le cerveau, mais aussi la dynamique avec laquelle les représentations sous-jacentes sont traitées. Nous avons d'abord démontré que le signal cérébral MEG est suffisamment riche et précis pour décoder simultanément 4 attributs visuels différents dans une scène visuelle (**Figure 2**). Deuxièmement, notre paradigme comportemental nous a permis de suivre la représentation de deux règles de sélection différentes, l'une spatiale désignée par le côté de l'indice et l'autre sur les caractéristiques

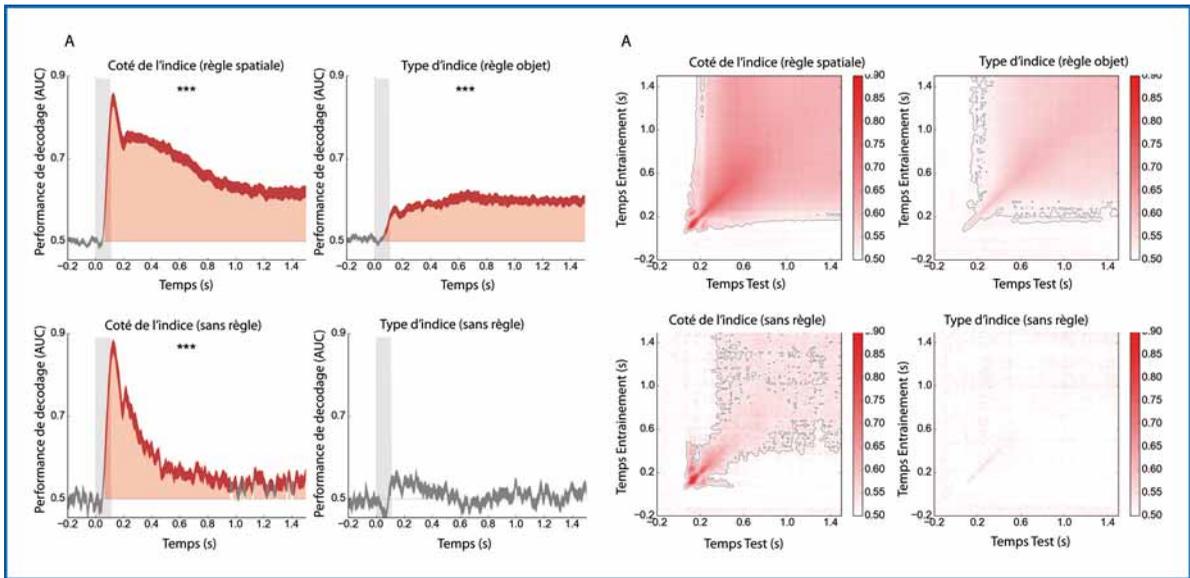


Figure 3 : La règle de sélection est codée dans un *pattern* d'activité persistant et stable.

A) Déroulement temporel des performances de décodage pour la règle spatiale et la règle d'objet pendant et après la période de l'indice. La ligne supérieure correspond à la performance de décodage pendant la tâche principale lorsque la mémoire est associée à la règle de sélection (similaire à la **figure 2**). La ligne du bas correspond à la performance de décodage lors de la tâche de contrôle (voir la section Méthodes).
 B) Généralisation temporelle correspondant aux mêmes analyses.

désignées par le type de l'indice. Les deux règles partagent une représentation très stable démontrée par la généralisation dans le temps (**Figure 3**). Il est très probable que cette représentation stable soit sous-tendue par une latéralisation de la puissance spectrale dans la gamme alpha (10Hz) (Wallis et al., 2015). Pendant la période de mémoire de travail, c'est-à-dire après l'indice, nos résultats de décodage ont montré que l'élément indiqué par l'indice (méorisé) est décodable, contrairement aux éléments non indiqués (**Figure 4**). Nous avons ainsi démontré que le contenu visuel mémorisé peut également être décodé du signal MEG cérébral. La généralisation dans le temps de ces estimateurs suggère que la représentation neuronale sous-jacente est plus stable que pendant la perception visuelle. Pris dans leur ensemble, ces résultats démontrent que la dynamique temporelle de la représentation neuronale du contenu de la mémoire est différente de la représentation neuronale du même contenu visuel au cours de la perception visuelle. En d'autres termes, les souvenirs sont stockés dans un format qualitativement différent des représentations perceptives (Stokes 2015). Cette constatation est compatible avec l'idée que le cerveau, une fois la règle à

appliquer connue, reformate la représentation visuelle à mémoriser pour une utilisation ultérieure (Myers et al., 2017). Différentes représentations entre les souvenirs et la perception visuelle permettraient également au contenu de la mémoire d'être plus stable et résistant au flux continu d'informations sensorielles (Olivers et al., 2011 ; Stokes, 2015). L'existence de représentations très stables de la règle de sélection et de la représentation visuelle indiquée par l'indice est également compatible avec le fait qu'une représentation stable dans le temps est plus facilement accessible par une tierce partie (une autre région du cerveau) qu'une représentation constamment changeante, qui nécessiterait un algorithme de lecture continuellement en changement.

Conclusion

Nos résultats montrent qu'il est possible de suivre, à partir de l'activité neurale macroscopique, le contenu de la mémoire de travail à mesure qu'elle est manipulée, ainsi que la dynamique de la règle de sélection. Notre étude met en évidence l'importance des outils analytiques utilisés pour démêler les bases neurales des fonctions cognitives spécifiques.

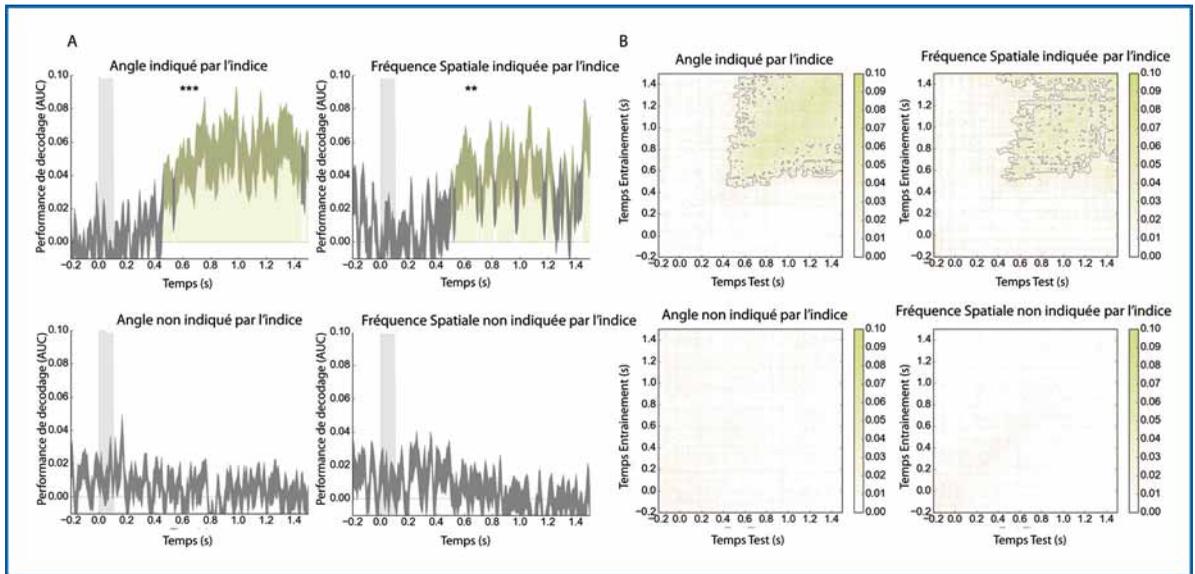


Figure 4 : Le contenu de la mémoire (indiqué par l'indice) peut être décodé à partir de l'activité MEG évoquée, contrairement aux caractéristiques visuelles non indiquées par l'indice.

A) Évolution de la performance de décodage pour les éléments indiqués par l'indice (en haut) et les éléments non indiqués par l'indice (en bas) pour l'angle ou la fréquence spatiale. **B)** Généralisation temporelle correspondant aux mêmes analyses.

Remerciements

Ce travail n'aurait pas été possible sans le soutien de la Fondation Fyssen. Je tiens à remercier la Fondation Fyssen, ainsi que les Docteurs Jean-Rémi King, Marine Vernet, Etienne Sallard, Ethan Buch et Leonardo Cohen et Messieurs Nathan Fishman et Ryan Thompson. Le NINDS intra-muros, le DIR, le NIH ainsi que la plateforme NIMH de MEG ont également contribué à cette recherche.

Bibliographie

- Baddeley A. 2010. Working memory. *Curr Biol*. 20:R136-R140.
- Baddeley AD, Hitch G. 1974. Working Memory. *Psychol Learn Motiv*. 8:47-89.
- Bauer RH, Fuster JM. 1976. Delayed-matching and delayed-response deficit from cooling dorsolateral prefrontal cortex in monkeys. *J Comp Physiol Psychol*. 90:293-302.
- Christophel TB, Hebart MN, Haynes J-D. 2012. Decoding the contents of visual short-term memory from human visual and parietal cortex. *J Neurosci Off J Soc Neurosci*. 32:12983-12989.
- Cichy RM, Ramirez FM, Pantazis D. 2015. Can visual information encoded in cortical columns be decoded from magnetoencephalography data in humans? *NeuroImage*. 121:193-204.

- Courtney SM, Ungerleider LG, Keil K, Haxby JV. 1997. Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory. *Nature*. 386:608-611.

- D'Esposito M, Postle BR. 2015. The cognitive neuroscience of working memory. *Annu Rev Psychol*. 66:115-142.

- Funahashi S, Kubota K. 1994. Working memory and prefrontal cortex. *Neurosci Res*. 21:1-11.

- Gramfort A, Luessi M, Larson E, Engemann DA, Strohmeier D, Brodbeck C, Parkkonen L, Hämäläinen MS. 2014. MNE software for processing MEG and EEG data. *NeuroImage*. 86:446-460.

- Griffin IC, Nobre AC. 2003. Orienting Attention to Locations in Internal Representations. *J Cogn Neurosci*. 15:1176-1194.

- Haxby JV. 2012. Multivariate pattern analysis of fMRI: The early beginnings. *Neuroimage*. 62:852-855.

- Haxby JV, Gobbini MI, Furey ML, Ishai A, Schouten JL, Pietrini P. 2001. Distributed and Overlapping Representations of Faces and Objects in Ventral Temporal Cortex. *Science*. 293:2425-2430.

- King J-R, Dehaene S. 2014. Characterizing the dynamics of mental representations: the

temporal generalization method. *Trends Cogn Sci.* 18:203-210.

- King J-R, Pescetelli N, Dehaene S. 2016. Brain Mechanisms Underlying the Brief Maintenance of Seen and Unseen Sensory Information. *Neuron.* 92:1122-1134.
- Klingberg T. 2010. Training and plasticity of working memory. *Trends Cogn Sci.* 14:317-324.
- Maris E, Oostenveld R. 2007. Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *J Neurosci Methods.* 164:177-190.
- McCarthy G, Blamire AM, Puce A, Nobre AC, Bloch G, Hyder F, Goldman-Rakic P, Shulman RG. 1994. Functional magnetic resonance imaging of human prefrontal cortex activation during a spatial working memory task. *Proc Natl Acad Sci.* 91:8690-8694.
- Mottaghy FM, Gangitano M, Sparing R, Krause BJ, Pascual-Leone A. 2002. Segregation of Areas Related to Visual Working Memory in the Prefrontal Cortex Revealed by rTMS. *Cereb Cortex.* 12:369-375.
- Murray AM, Nobre AC, Clark IA, Cravo AM, Stokes MG. 2013. Attention Restores Discrete Items to Visual Short-Term Memory. *Psychol Sci.* 24:550-556.
- Myers NE, Stokes MG, Nobre AC. 2017. Prioritizing Information during Working Memory: Beyond Sustained Internal Attention. *Trends Cogn Sci.* 21:449-461.
- Olivers CNL, Peters J, Houtkamp R, Roelfsema PR. 2011. Different states in visual working memory: when it guides attention and when it does not. *Trends Cogn Sci.* 15:327-334.
- Petit L, Courtney SM, Ungerleider LG, Haxby JV. 1998. Sustained Activity in the Medial Wall during Working Memory Delays. *J Neurosci.* 18:9429-9437.
- Rowe JB, Toni I, Josephs O, Frackowiak RS, Passingham RE. 2000. The prefrontal cortex: response selection or maintenance within working memory? *Science.* 288:1656-1660.
- Stokes MG. 2015. "Activity-silent" working memory in prefrontal cortex: a dynamic coding framework. *Trends Cogn Sci.* 19:394-405.
- Wager TD, Smith EE. 2003. Neuroimaging studies of working memory: *Cogn Affect Behav Neurosci.* 3:255-274.
- Wallis G, Stokes M, Cousijn H, Woolrich M, Nobre AC. 2015. Frontoparietal and

Cingulo-opercular Networks Play Dissociable Roles in Control of Working Memory. *J Cogn Neurosci.* 27:2019-2034.

- Wolff MJ, Ding J, Myers NE, Stokes MG. 2015. Revealing hidden states in visual working memory using electroencephalography. *Front Syst Neurosci.* 123.
- Zucker RS, Regehr WG. 2002. Short-Term Synaptic Plasticity. *Annu Rev Physiol.* 64:355-405.

Introduction

Working memory enables the transient holding and processing of new or stored information (Baddeley and Hitch 1974; Baddeley 2010). It is a crucial process for a wide range of cognitive tasks in daily life (Klingberg, 2010). The classical example is the memorization of a phone number during a few seconds before you dial it, but the working memory goes beyond this task, and is present in almost every tasks that we realize. By reading these sentences, for example, you have to retain for a few seconds the previous words to understand the meaning of the text. The same logic applies when chatting with a friend, driving a car or even acquiring a new motor skill. Yet, how the brain encodes, selects and maintains a memory content is not yet resolved.

Neuroimaging studies have associated a large neural network with working memory, including sensory areas (Haxby et al. 2001; Haxby 2012; King and Dehaene 2014), attentional areas and prefrontal regions (McCarthy et al. 1994; Courtney et al. 1997; Petit et al. 1998; Wager and Smith 2003). However, the majority of these studies have not dissociated the memory contents from the rule that specifies what we want to remember, so they are not conclusive on the role of these regions during the processes of working memory. For example, the critical role of the prefrontal cortex in working memory has long been established from lesion (Bauer and Fuster 1976; Funahashi and Kubota 1994), fMRI and brain stimulation studies (Mottaghy et al. 2002). However, and despite many attempts, the content of working memory remained remarkably difficult to extract from the sustained neural responses generated by the prefrontal cortices (Christophel et al. 2012; Stokes 2015).

One major improvement in the analysis of brain imaging data has been the use of multivariate pattern analysis (MVPA) based on machine learning algorithm (Haxby et al. 2001; Haxby 2012; King and Dehaene 2014). MVPA has been used to decode specific contents from brain activity (Christophel et al. 2012; Cichy et al. 2015; King et al. 2016). MVPA allows the identification of highly specific brain activity states related to the behavior of interest. It has been initially used on fMRI data to investigate the neural representation of faces and object recognition (Haxby et al. 2001). More recently, this method has been applied on recordings of brain activity with a high time resolution as magnetoencephalography (MEG). Recent studies explored whether the maintenance of a specific item in memory is coded in a sustained neuronal activity, or conversely that maintenance does not require the active firing of neurons but is coded in an “activity-silent” short-term plasticity mechanism. Using MVPA, several studies have failed to decode a working memory content during its maintenance (activity-silent) but managed to decode it later if the reactivation was favored by specific conditions (Stokes 2015; Wolff et al. 2015). These interesting results suggest that our brain could quickly adapt to a new goal or a new situation by structural plastic mechanism and not by a functional activity. Coherently, short-term plasticity has been observed at the synaptic and glial level (Zucker and Regehr 2002).

Previous studies have demonstrated that a retro-cue selecting one specific content increase working memory performance (Griffin and Nobre 2003; Murray et al. 2013). Although this selection of the rule seems to imply frontal regions (Rowe et al. 2000; Griffin and Nobre 2003; D’Esposito and Postle 2015), the spatiotemporal dynamics of this selection and the following prioritization of the memory content need to be investigated. In this study, we implemented machine-learning techniques to decode from magnetoencephalography recordings, the sensory content, its maintenance in time and, critically, the selective transformation of these sensory content during a working memory task.

Materials and Methods

Participants and experimental sessions

A group of 40 healthy volunteers participated in this study. All participants gave their informed consent. The experimental procedure was

approved by the National Institute of Neurological Disorders and Stroke (NINDS) Institutional Review Board. Volunteers received financial compensation for their participation. Prior to the experimental session, their physical and neurological condition was assessed by an authorized practitioner. Inclusion criteria were normal physical and neurological history, no MRI contradictions, no use of psychoactive medication, and normal or corrected to normal vision. In order to obtain sufficient correct tests during MEG recordings, we evaluated the performance of participants during a behavioral session without recording brain activity. Participants with more than 75 % of correct answers during the first behavioral session (23 participants) were selected for one structural MRI and two MEG sessions. One of these participants was not available for the second MEG session.

MRI acquisition

Magnetic Resonance Imaging (MRI) data was acquired with a Siemens Skyra 3T scanner using a 32-channel coil. High-resolution ($1 \times 1 \times 1 \text{ mm}^3$) 3D magnetization prepared rapid gradient echo (MPRAGE) T1-weighted images were acquired (repetition time = 2 300 ms; echo time = 4.18 ms; matrix size = 256×256 , and 176 sagittal slices with 1 mm thickness).

MEG recordings

Neuromagnetic activity was recorded with a sampling rate of 1,200 Hz on a 275-channel CTF magnetoencephalography (MEG) (MEG International Services, Ltd., Coquitlam, BC, Canada). The MEG apparatus was housed in a magnetically shielded room. During recording, participants were seated alone in the shielded MEG room and their head was centrally positioned within the sensor array.

Visual Working Memory Task

Visual stimuli were displayed using MATLAB (Mathworks, Natick, MA, USA) and the Psychophysics Toolbox (Psychtoolbox-3) (Brainard, 1997) running on a MacBook Pro laptop computer. During the MEG session, visual stimuli were back projected on a translucent screen in front of the participants. Each trial started with a fixation dot in the middle of the screen. Participants were instructed to fixate the fixation dot during the entire trial. After 200 to 300 milliseconds, two visual gratings, one in each half of the visual field, were presented simultaneously for

100 milliseconds (**Figure 1**). Each grating was one of the five possible spatial frequencies and one of the five possible line orientations. After 900 ± 100 ms, participants were presented with a visual cue that indicated the side (left or right) and the feature (orientation or spatial frequency) to be compared with a probe in a subsequent match-to-sample task 1500 ± 100 milliseconds later. When the probe was provided, subjects had to match the cued item with the probe (same or different) by responding with the right hand on a button box. The trial ended with the disappearance of the probe after the response of the participants. The average duration of a trial was 3562 ± 133 milliseconds. Eye movements were monitored throughout the trial with an eye-tracker (Eyelink 1000, SR Research, Mississauga, ON, Canada) to ensure a correct central fixation. The fixation was considered broken when

participants' gaze was recorded outside a circle of 2 cm centered on the fixation dot or if they blinked during the period from the stimulus onset to the probe onset. In that case, participants received a written alert message and the trial was shuffled with the remaining trials and repeated. The task ended after 400 trials with correct fixation. The task was divided into blocks of 50 trials with correct fixation. Between each block, participants head position was recorded. If the head had moved more than 0.3 mm, participants were asked to repositioned their head back to their initial position (recorded during the first block). To do this, their real-time head position and their initial head position were displayed.

Control one-back task

To ensure that our results on the selection rule are specific to the rule and not to the visual signal

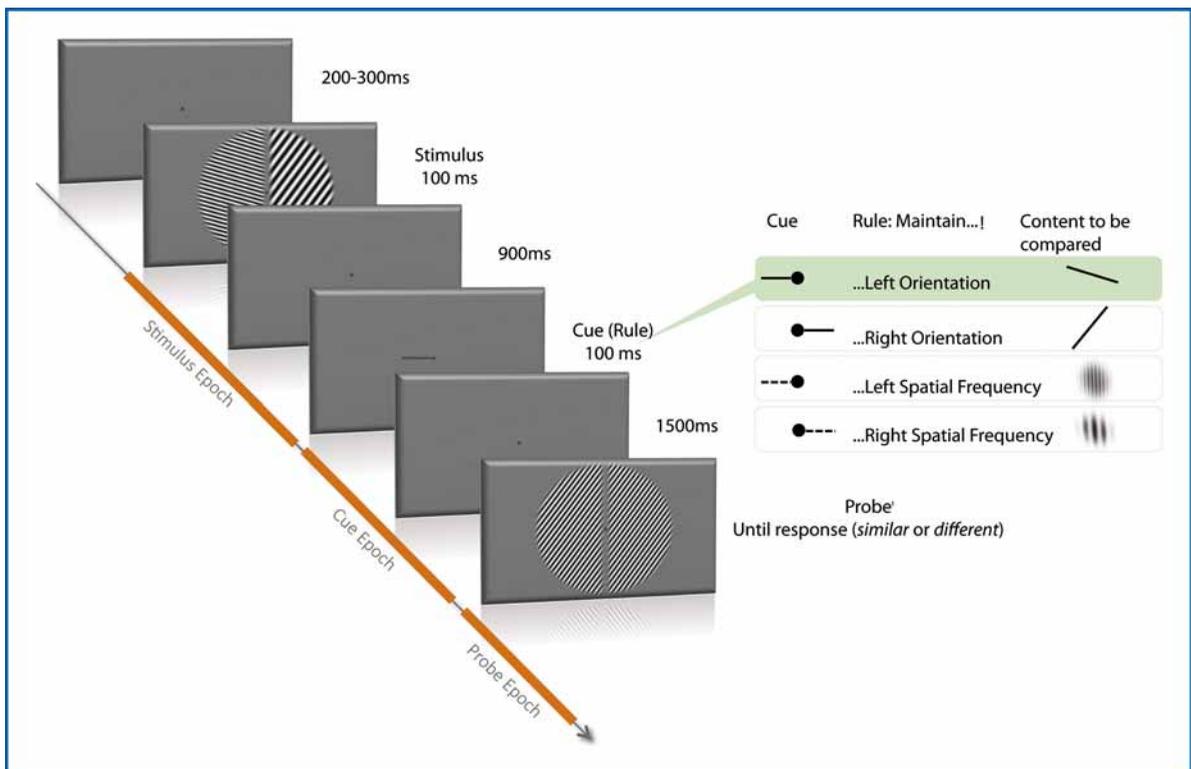


Figure 1: Visual working memory task. Sequence of events in a potential trial. The stimulus appears for 100ms and has four different visual attributes, the spatial frequency on the left and right, and the orientation of the lines on the left and right. After a period of 900ms, the cue appears for 100ms and indicates which visual attribute the participant should compare with the probe. The cue can be left or right and can be a solid or dotted line. In this trial, the cue is a continuous line to the left, indicating that the participant has to compare the line orientation on the left side of the stimulus with the line orientation in the probe. In this particular trial, the correct answer is *different*.

of the cue, a one-back task was performed during 22 MEG sessions before the visual working memory task. In this task, the four cues used in the visual working memory task were randomly displayed every 1500 milliseconds and the participants had to simply press a button if two consecutive cues were similar. The same online eye movement recording system was used. Participants received an alert if they broke the fixation and the trial was shuffled with the rest of the remaining trials and repeated. This control task ended after 160 trials with correct fixation.

MEG analysis

MEG brain activity has been band-passed filtered between 0.5 to 30 Hz. The data were analyzed using multivariate linear modeling following King et al.'s preprocessing pipeline (King and Dehaene 2014; King et al. 2016). MEG signal was cut around the onset of the stimulus ([-0.2s 0.9s]), the cue ([-0.2s 1.5s]) and the probe ([-0.2s 0.4s]). MVPA decoding analysis consisted of scoring the ability of an estimator to predict the value of a specific variable y (for example the remembered spatial frequency or line orientation) from brain signal. More specifically, it consisted in: 1) fitting a linear estimator w to a training subset of X (X_{train}), 2) from this estimator, predict an estimate (\hat{y}_{test}) of the variable (y_{test}) on a separate test subset (X_{test}) and finally 3) assessing the decoding score of these prediction by comparing these predictions with the actual value of the variable ($score(y_{test}, \hat{y}_{test})$). Regression estimators were used to decode the visual features (spatial frequency and line orientation; 5 possibilities for each) and summarized with a Spearman correlation R coefficient (range between -1 and 1, chance = 0). Classification estimators were used to decode binary variables (cue side and cue type) and summarized with an empirical AUC applied to all trials (AUC between 0 and 1, chance = 0.5). In addition, each estimator has been tested on its ability to generalize across time (GAT), i.e., to have above-chance decoding scores at other time points than the ones to which it has been trained. Results of this generalization across time are presented in a

2D matrix with training time on the vertical axis and testing time on the horizontal axis. A thin diagonal of decoding above chance means that a classifier trained at one time point does not generalize to other time points: the neural representation changes across time. Conversely, a square-like pattern shows that a classifier trained at one time point can be generalized to other time points, suggesting that the neural representation is stable over time.

Statistics

Each analysis was first performed within each subject separately using all relevant trials, i.e. all trials were used to decode visual features of the stimulus or of the probe, the cue side and the cue type, and only trials with cue indicating either the spatial frequency or the angle were used to decode the memory content. Statistical tests of each estimator were performed at each time point on the

time generalization of decoding performance across subjects with one sample t-tests corrected for multiple comparisons using cluster-based permutations (Maris and Oostenveld 2007), and the default parameters of MNE (Gramfort et al. 2014). Color filled areas on decoding performance

curves or dashed contours on time generalization matrix correspond to p -value < 0.05 resulting from this permutation test. To test the decoding performance on large window, decoding performance were averaged across all time samples for each participant and each period from the start of the event onset (either stimulus, cue or probe) and then tested at the group level with a one sample t-test against chance level (***, **, * respectively indicate $p < 0.001$, $p < 0.01$ and $p < 0.05$).

Results

Our protocol task allows to dissociate an “iconic” period, during which participants have to maintain the sensory memory of the visual targets, from a ‘working memory’ period, during which participants must selectively extract a visual feature from their memory buffer to prepare for a subsequent task. By recording the magnetic activity from the brain, we can decode

« By recording the magnetic activity from the brain, we can decode information within memory and investigate the process that selects and maintains this information. »

information within memory and investigate the process that selects and maintains this information.

Parallel encoding of four visual features embedded in a visual scene (iconic period)

We first used MVPA analyses during and shortly after the stimulus onset to test whether the four visual attributes (left/right angle and left/right spatial frequency) are encoded in the early brain responses to the visual stimulus. The four visual features can be decoded shortly after the stimulus onset and during several hundred of milliseconds (**Figure 2**). Specifically, the decoding performances for left and right spatial frequencies begin to be significantly above chance respectively 33 and 25 milliseconds after the stimulus onset, with a peak around 50 milliseconds. The decoding performance on the whole stimulus epoch is significantly above chance for both right and left spatial frequencies (both $p < 0.001$) but not during the cue epoch or the probe epoch. The decoding performance for left and right angles begins to be significantly above chance respectively 41 and 50 milliseconds after the stimulus onset with a peak around 100 milliseconds. The decoding performance on the whole stimulus epoch is significantly above chance for both left and right angles (both $p < 0.001$) and also during the cue epoch (right angle: $p < 0.001$; left angle: $p < 0.01$) and the probe epoch (both $p < 0.001$). The decoding performances for the spatial frequencies are five times greater than for the angles during visual perception. Thus, the four visual features were simultaneously encoded in the early neural response to the stimulus and for several hundreds of milliseconds.

The selection rule is encoded in a stable activity (working memory period)

The cue appears 900 milliseconds (± 50 ms jitter) after the stimulus onset. The cue can be a left or right, solid or dotted line. Our results show that both the cue side (spatial rule) and the cue type (object rule) can be decoded shortly after the cue presentation and during the whole periods of cue epoch and probe epoch (**Figure 2** and **Figure 3**). Specifically, decoding performance for the cue side and cue type begin to be significantly above chance respectively 58 and 75 milliseconds after the cue onset. The decoding performance on the entire cue epoch is significantly

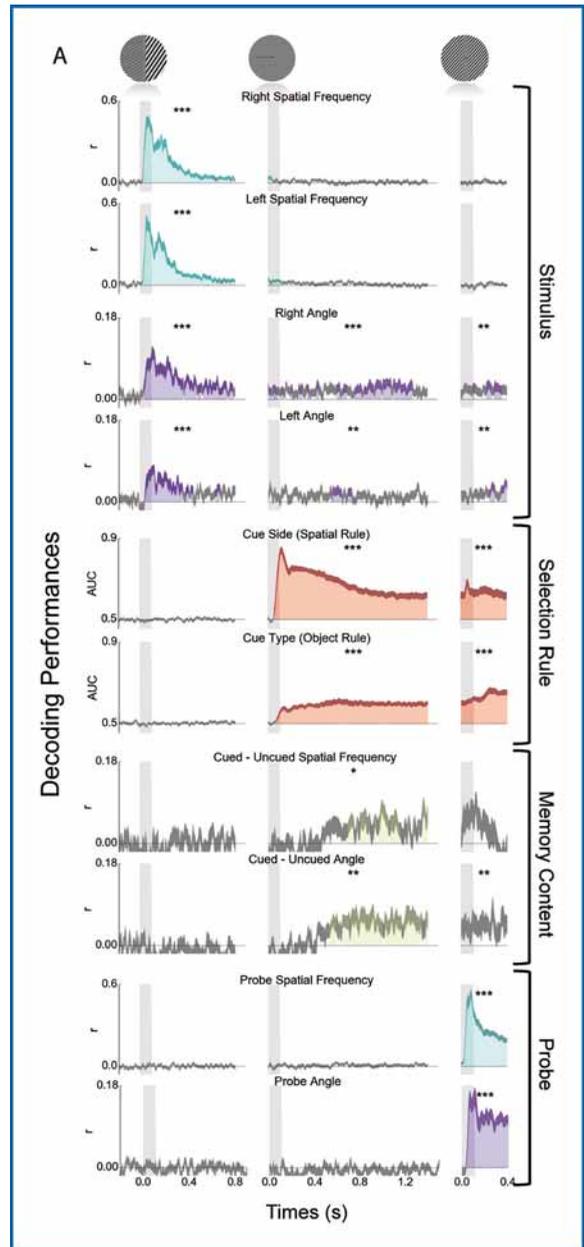


Figure 2: Neural dynamics of visual perception, rule selection and memory content. Time course of decoding performance based on the evoked MEG responses. The x-axis corresponds to the time relative to each image (stimulus, cue, probe) and the y-axis corresponds to the decoding performance. The gray vertical bars indicate the visual presentation of each image. The colored areas indicate significant clusters of decoding performance (cluster corrected, $p < 0.05$). Error bars indicate standard error of the group of participants.

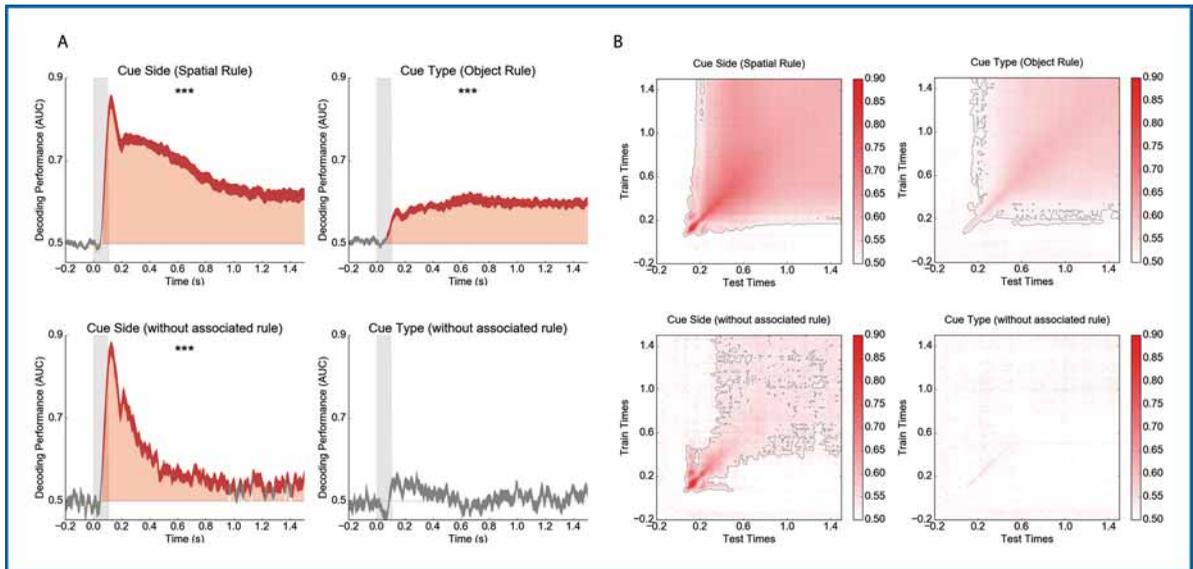


Figure 3: The selection rule is encoded in a persistent and stable pattern of activity. A) Time course of decoding performance for the spatial and object rule during and after the cue period. The top row corresponds to the decoding performance during the main task when the cue is associated with the selection rule (similar to **Figure 2**). The bottom row corresponds to the decoding performance during the control one-back task (see methods). **B)** Time generalization corresponding to the same analyses.

above chance for both rules (both $p < 0.001$), as well as during the probe epoch (**Figure 2**). The decoding performance for the cue side is larger than for the cue type. The generalization over time analyses shows a very stable representation for both rules (**Figure 3**), indicating that the same pattern of activity encodes the rule for more than a second. To ensure that we decode the rule associated with the cue and not only the visual feature of the cue, we performed a one-back control task on the cue (see methods). For cue side, the two decoding performances (with and without a rule associated to the cue) are similar during the first 200 milliseconds after the cue, but the one without the rule drops rapidly after 200 milliseconds to stay close to chance level. For cue type, the decoding performance without a rule is never significantly different from the chance level. On the whole epoch and for both cue side and cue type, the difference between the condition with a rule and the one without the rule is significant ($p < 0.001$) (**Figure 3**).

The memory content is transformed and encoded in a persistent activity (working memory period)

Our results indicate that both the cued angle and the cued spatial frequency can be retrieved

from the MEG data. Decoding performance for both features begins to increase around 500 milliseconds and then stays above chance until the probe onset (**Figure 4a**). The decoding performance on the whole cue epoch is significantly above chance both for the cued angle and the cued spatial frequency (respectively $p < 0.001$ and $p < 0.01$). Generalization over time analyses suggest a stable representation in time for both items (**Figure 4b**). On the contrary, the decoding performance for the uncued angle or the uncued spatial frequency remains at the chance level (**Figure 4**).

Discussion

In our experiment, we used MVPA analyses across space, time and experimental conditions to investigate how the human brain encodes, maintains and selects visual information in working memory. These analyses revealed not only the moment the information is actively present in the brain but also the dynamics with which the underlying representations are processed. First, we have demonstrated that MEG brain signal is rich and precise enough to decode simultaneously four different visual attributes in a visual scene (**Figure 2**). Second, our behavioral paradigm has allowed us to track the representation

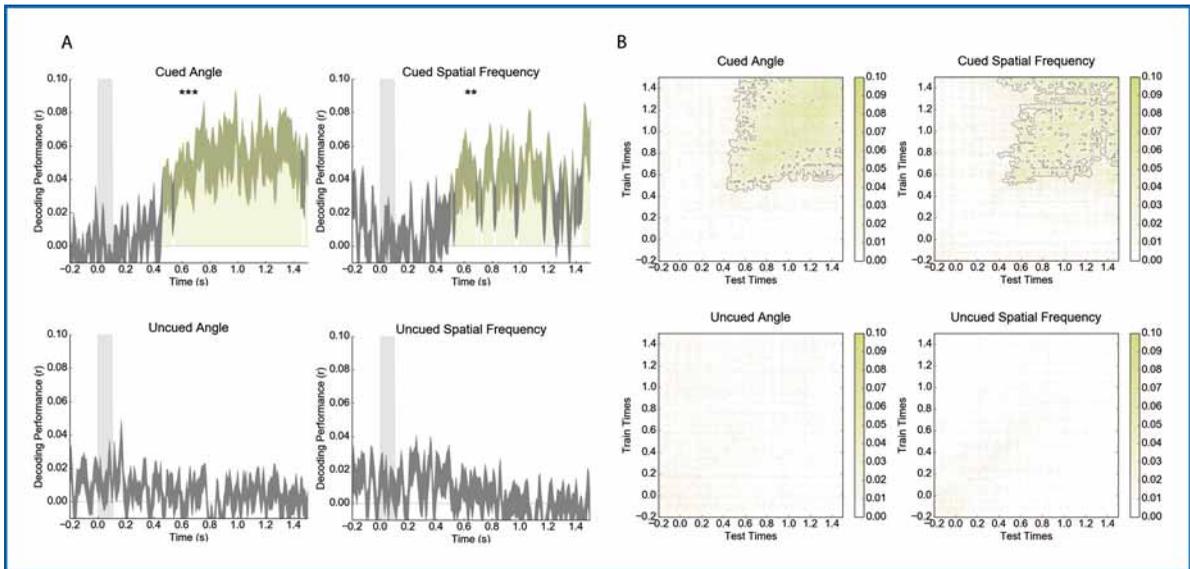


Figure 4: Cued memory content but not uncued item can be decoded from MEG evoked activity. A) Time course of decoding performance for cued (top) and uncued (bottom) item for either angle or spatial frequency. **B)** Time generalization corresponding to the same analyses.

of two different selection rules, a spatial one indicated by the cue side and an object one indicated by the cue type. Both rules share a very stable representation demonstrated by the generalization in time (**Figure 3**). It is very likely that this stable representation is subtended by a frequency-specific lateralization in alpha-power (10Hz) (Wallis et al. 2015). During the working memory period, i.e., after the cue, our decoding results showed that the remembered item (cued) is specifically decodable, unlike the uncued items (**Figure 4**). We have thus demonstrated that the visual content hold in mind can also be decoded from brain MEG signal. Generalization of these estimators over time suggests that the underlying neural representation is more stable than during visual perception. Taken together, these results suggest that the temporal dynamics of the neural representation of memory content is different from the neural representation of the same visual content during visual perception. In other words, memories are stored in a format that is qualitatively different from perceptual representations (Stokes 2015). This finding is consistent with the idea that the brain, once known which rule to apply, reformats the cued visual representation for a later use (Myers et al. 2017). Different representations between memories and visual perception would also allow

memory content to be more stable and resistant to the continuous flow of sensory information (Olivers et al. 2011; Stokes 2015). The very stable representation of both selection rule and cued visual representation is also coherent with the fact that a stable representation over time is more easily readable by a third party (another brain region) than a constantly changing representation, which would require a reading algorithm constantly in change.

Conclusion

Our results show that it is possible to track, from the macroscopic neural activity, the content of working memory as it is manipulated, as well as the dynamic of the selection rule. Our study highlights the importance of the analytical tools used to unravel the neural bases of specific cognitive functions.

Acknowledgment

This work would not have been possible without the support of the Fyssen Foundation. I would like to thank the Fyssen Foundation, as well as Doctors Jean-Remi King, Marine Vernet, Etienne Sallard, Ethan Buch and Leonardo Cohen and gentlemen Nathan Fishman and Ryan Thompson. The NINDS intramural, DIR, NIH as well as the NIMH MEG Core facility have also contributed to this research.

Entre culture et biologie : variations de la micro-architecture osseuse trabéculaire pendant le développement de la bipédie chez l'enfant

Antony COLOMBO

ATER (EPHE, PSL Research University, Paris), UMR 5199 PACEA, Université de Bordeaux

Résumé

L'acquisition de la marche bipède autonome (MBA) est une étape clé du développement psychomoteur de l'enfant. La variabilité de sa mise en place, pendant le développement normal, est en partie définie culturellement. Dans les populations actuelles à travers le monde, diverses étapes mènent à la MBA qui s'acquiert entre 9 et 18 mois, entraînant de nombreux changements cinétiques, cinématiques et anatomiques. Les membres inférieurs sont alors fortement impactés par ces changements locomoteurs, contrairement aux membres supérieurs. La micro-architecture de l'os trabéculaire (MAOT) est très sensible aux changements biomécaniques. La métaphyse distale du radius, composante de l'articulation du poignet, est fortement sollicitée pendant le développement de la MBA. L'hypothèse est faite que sa MAOT présente des variations en lien direct avec la mise en place de la MBA. Pour vérifier cette hypothèse, huit métaphyses distales de radius, d'enfants sains âgés de 0 à 3 ans ont été analysées.

Mots-clés

Bipédie, micro-architecture osseuse trabéculaire, développement psychomoteur, contexte socio-culturel, biomécanique

Between culture and biology: trabecular bone microarchitecture variations during children bipedalism development

Abstract

Acquisition of bipedal independent locomotion (BIL) is a milestone of the children psychomotor development. Variability in its development, with a normal context of growth, is in part culturally defined. In the current population, all around the world, several steps lead a child to the BIL, gained between 9 and 18-month-old. Numerous kinetic, kinematic and anatomical changes occur. Thus, these locomotor changes impact deeply the lower limbs at the contrary of the upper limbs. The trabecular bone microarchitecture (TBMA) is very sensitive to biomechanical variations. Distal metaphysis of radius, part of the wrist, is highly solicited during the BIL development. The hypothesis is TBMA shows variations directly linked with the BIL development. The distal metaphysis of eight radius from healthy children aged from 0 to 36 months old were analyzed to test this hypothesis.

Keywords

Bipedalism, trabecular bone microarchitecture, psychomotor development, sociocultural context, biomechanics

Introduction

L'apprentissage de la marche est un processus complexe, soumis à d'importantes variations biologiques mais aussi culturelles. « Apprendre à marcher peut être décrit comme le processus d'intégration de nécessités posturales [...] et de nécessités dynamiques » (Bril & Ledebt, 1994). Un marcheur expérimenté est en déséquilibre constant. Pour éviter la chute, les mouvements du corps se coordonnent grâce à un système nerveux mature et réactif soumis essentiellement aux stimuli des systèmes visuel, vestibulaire (dont l'oreille interne joue un rôle important dans l'équilibre postural) et proprioceptif (permettant de positionner le corps dans l'espace et d'apprécier la résistance des supports sur lequel le corps se déplace). L'acquisition de la marche bipède autonome (MBA) chez un enfant est un événement fort et synonyme de fierté (e.g. Sylla et al, 2007 ; Variot, 1926). Au même titre que le développement du langage, le développement de la MBA est lié à la maturation du système nerveux central (He et al, 2015 ; Sylla et al, 2007). La motricité d'un bébé s'améliore avec le développement du cerveau, mais aussi avec l'augmentation et la répartition du tonus et de la force musculaire, lui permettant de se soutenir (Barbe & Tourrette, 1999 ; Variot & Gotcu, 1927a ; Variot & Gotcu, 1927b). Les informations visuelles sont essentielles au contrôle de la posture pour des enfants commençant à se tenir debout seul (Barbe & Tourrette, 1999 ; Lee & Aronson, 1974), leur absence entraîne des retards importants dans l'acquisition de la MBA (Levtzion-Korach et al, 2000). Par ailleurs, les maladies impactant l'acquisition de la MBA sont nombreuses (Assaiante & Chabrol, 2010). Et une malformation congénitale du système nerveux, telle qu'une hypoplasie du cervelet peut ainsi totalement empêcher le développement de la bipédie (Tardieu, 2012).

L'acquisition de la MBA se découpe en plusieurs étapes, pour lesquelles l'étape n est souvent un prérequis à l'étape $n+1$. Cette séquence se retrouve pour tous les enfants (Adolph et al, 2009). Elle commence dès la naissance, avec une marche autonome réflexe (McGraw, 1940) sous-tendant une part innée du développement locomoteur. Viennent ensuite, le maintien de la tête, le relèvement du buste, la maîtrise de la station

assise avec, puis, sans support, l'acquisition d'un mode de déplacement alternatif autonome (généralement reptation ou quadrupédie) aussi nommé *prélocomotion* (Variot, 1926), la maîtrise de la station debout et du déplacement avec support, et enfin la MBA. Toutes populations confondues, en contexte de développement normal, un enfant est capable de marcher seul entre 9 et 18 mois (Adolph et al, 2009 ; Barbe & Tourrette, 1999). Cependant, sa marche ne présente pas encore ses caractéristiques adultes, généralement acquises après l'âge de 6 ans (Barbe & Tourrette, 1999), malgré une forte variabilité intra- et interindividuelle (Sutherland, 1997).

Les rythmes du développement de la MBA sont variables et dépendent fortement du contexte socioculturel (Angulo-Barroso et al, 2011 ; Berger et al, 2007 ; Bril, 1997 ; Levtzion-Korach et al, 2000 ; Lopes et al, 2009 ; Sylla et al, 2007). Son acquisition précoce marque les débuts de l'autonomie et de l'individualisation (Sylla et al, 2007). Ainsi, les interactions avec l'entourage, notamment avec la mère (Clearfield, 2011), la qualité des échanges affectifs, l'encouragement de la motivation à marcher (Barbe & Tourrette, 1999), indépendamment du statut nutritionnel (Angulo-Barroso et al, 2011) et l'apprentissage fourni (Berger et al, 2007 ; Lopes et al, 2009 ; Sylla et al, 2007) sont des facteurs importants de cette variabilité.

Il est connu depuis longtemps que l'organisation de la micro-architecture de l'os trabéculaire (MAOT) répond aux variations de contraintes biomécaniques (Wolff, 1892). Le tissu osseux modifie sa structure pour optimiser sa résistance aux contraintes imposées (Frost, 1990a ; Frost, 1990b). Les variations structurelles de la MAOT permettent, notamment, d'analyser les comportements locomoteurs et d'en extraire un signal mais aussi de comprendre leur impact sur le développement osseux en général (Barak et al, 2011 ; Fajardo et al, 2007 ; Griffin, 2008 ; Mazurier et al, 2010 ; Mulhern & Ubelaker, 2009 ; Ryan & Ketcham, 2005 ; Ryan & Shaw, 2012 ; Ryan & Walker, 2010 ; Schaffler & Burr, 1984 ; Shaw & Ryan, 2012).

Les membres supérieurs et inférieurs d'un fœtus sont soumis aux mêmes contraintes physiques et biomécaniques dans l'utérus (Frost, 1990a ; Frost, 1990b). Ainsi, fémur et humérus d'un fœtus ne montrent aucune différence

micro-architecturale (Reissis & Abel, 2012). Du fait de sa forte adaptabilité aux contraintes biomécaniques, et d'un taux de remodelage très élevé à cette période du développement (Salle et al, 2002), la MAOT connaît des changements ontogéniques très différents d'une région anatomique à une autre (Byers et al, 2000 ; Colombo, 2014 ; Ding et al, 2012 ; Fazzalari et al, 1997 ; Glorieux et al, 2000 ; Ichikawa et al, 2007 ; Kirmani et al, 2009 ; Liu et al, 2010 ; McColl et al, 2006 ; Modlesky et al, 2011 ; Modlesky et al, 2014 ; Raichlen et al, 2015 ; Reissis & Abel, 2012 ; Ryan & Krovitz, 2006 ; Wang et al, 2010). Au cours de la croissance, des changements locomoteurs entraînent des adaptations morphologiques osseuses et cartilagineuses des os du membre inférieur et particulièrement du fémur (Frost, 1990a ; Frost, 1990b ; Tardieu, 1999 ; Tardieu, 2012). Au contraire, la morphologie des os du membre supérieur change peu et la marche bipède une fois acquise le rend libre de contraintes locomotrices pour se spécialiser dans l'utilisation de la main (Kivell, 2016 ; Osborne et al, 1980 ; Scheuer & Black, 2000 ; Stephens et al, 2016). Pourtant, la prélocomotion, l'acquisition de la station debout et la MBA entraînent une redistribution des charges pondérales au niveau des articulations et notamment, du poignet. En effet, que l'enfant rampe ou se déplace à quatre pattes, la prélocomotion sollicite de manière prépondérante cette articulation (Barbe & Tourrette, 1999).

Les étapes du développement de la MBA et les facteurs influençant sa cinétique, sa cinématique et les changements anatomiques associés, notamment squelettiques, sont bien connus aujourd'hui. Mais qu'en est-il des variations dans la structure du tissu osseux lui-même, notamment au niveau du membre supérieur qui est intégré à la locomotion pour une courte période ? Des variations de la MAOT en lien avec la prélocomotion sont-elles identifiables ?

Matériel et Méthodes

La métaphyse distale du radius entre dans la composition de l'articulation du poignet et constitue la région anatomique d'intérêt de cette étude. Le cartilage de croissance distal du radius produit 75 % de la longueur totale de l'os (Pritchett, 1991) et est donc susceptible d'enregistrer les variations de la MAOT potentiellement liées à ses changements de locomotion.

Il s'agit ici d'une étude de faisabilité dont l'objectif est de connaître la potentialité de la MAOT à répondre à la problématique posée. Pour cela et pour des raisons de coût et de temps nécessaires à l'acquisition des données, parmi les 104 enfants âgés de 0 à 3 ans de la collection ostéologique de référence (âge et sexe connus, *a minima*) de Bologne (Veschi & Facchini, 2002), huit ont été sélectionnés (4 garçons de 0, 15, 17 et 36 mois et 4 filles de 6, 8, 11 et 24 mois). Leurs âges approchent l'âge moyen d'acquisition dans les populations européennes des étapes conduisant à la MBA. Pendant cette période du développement, les articulations sont sollicitées de la même manière des deux côtés du corps. Ainsi, seul le côté gauche a été analysé. Les individus sélectionnés ne présentaient aucun signe pathologique macroscopique notamment développemental ou en lien avec des carences alimentaires.

La microtomodensitométrie, technique d'imagerie à rayons X, offrent des détails comparables à ceux utiles aux analyses histologiques (Fajardo et al, 2002) et présente l'avantage majeur d'être non destructif. Cette technique est ainsi particulièrement adaptée à l'analyse de la MAOT notamment de spécimens précieux (Coqueugniot et al, 2015) comme des restes humains fossiles ou de collections de référence.

Tous les radius ont été positionnés et orientés exactement de la même manière à l'intérieur du microscanner. L'axe Z de l'acquisition correspondant parfaitement à l'axe principal de l'os. Le tissu osseux directement en dessous de la surface métaphysaire a été exclu de la zone à microscanner. En effet, il est le plus récemment formé et donc le moins influencé par les contraintes biomécaniques. La zone à microscanner débute alors à 5 % de la longueur de l'os et mesure 10 % de sa longueur maximale, représentant en fonction de l'âge, une section de 5 à 10 mm d'épaisseur (**Figure 1**). Chaque acquisition a une résolution de 10,7 μm (système microCT, source de 150 kV - 0.5 mA).

Les images acquises ont été segmentées dans le logiciel Avizo 6.3, afin d'isoler l'os trabéculaire du reste de l'image et ont ensuite été analysées avec MedTool 4.0 (Gross et al, 2014), permettant de mesurer les paramètres trabéculaires suivant : la fraction volumique d'os trabéculaire (BV/TV), l'épaisseur, l'espacement et le facteur ellipsoïde trabéculaire (Tb.Th, Tb.Sp, Tb.EF).

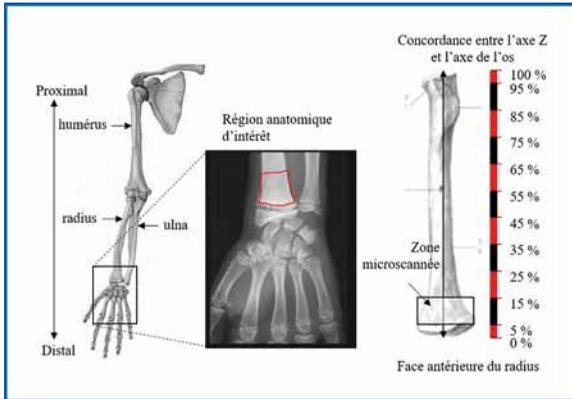


Figure 1. Localisation de la région anatomique d'intérêt et positionnement de la zone à micro-scanner.

Ce dernier est un indice de forme des trabécules. De plus, des cartographies 3D de la répartition de la fraction volumique ont été produites.

Résultats - Discussion

Les résultats obtenus lors de cette étude sont répertoriés dans le **Tableau 1** et illustrés dans les **Figures 2 et 3**.

De manière générale, la métaphyse distale pendant cette période de la croissance (qui inclut l'acquisition de la MBA) présente des variations de sa MAOT. En effet, de 0 à 3 ans, entre le début et la fin de la période analysée, la fraction volumique diminue, passant de 26,5 % à 11,1 % du volume total de la zone analysée. L'épaisseur trabéculaire moyenne augmente de 0,108 mm à

0,118 mm, tout comme l'espacement trabéculaire, variant de 0,261 mm à 0,583 mm en moyenne. Enfin Tb.EF négatif, mais proche de 0 à la naissance reste négatif et proche de 0, à 3 ans. Le réseau trabéculaire devient alors moins dense, certainement du fait d'espace entre les trabécules plus grands même si l'épaisseur des trabécules augmente. Ces observations générales dénotent de changements biomécaniques. De plus, il est important de souligner, que pour chacun des paramètres, une inversion de la tendance générale de leur variation est observée entre 6 et 15 mois (**Figure 3**). Cette période inclut les acquisitions de la station assise avec et sans appuis (5 et 9 mois), la station debout à l'aide des mains (11 mois), la prélocomotion et la MBA (15 mois) (Barbe & Tourrette, 1999).

Plus précisément, à 0 mois, l'os trabéculaire au sein de la métaphyse (**Figure 2**) est très dense et présente une répartition très homogène. En effet, c'est à cet âge que BV/TV est le plus élevé et que l'espacement trabéculaire est le plus réduit (**Tableau 1**). À la naissance, l'individu est en pleine croissance, la production osseuse prime alors et l'os est non spécialisé (Colombo, 2014). Tb.EF proche de 0 le confirme. Le facteur ellipsoïde est un indice permettant d'estimer la forme des trabécules osseuses. Plus il est proche de 1 et plus les trabécules seront tubulaires ; plus il est proche de - 1, plus elles seront planes (Doube, 2015). 0 étant l'intermédiaire, les trabécules n'ont pas de forme bien définie.

Individu	Age (sexe)	BV / TV	Tb.Sp (σ)	Tb.Th (σ)	Tb.EF
N.61	0 (M)	0,265	0,261 (0,079)	0,108 (0,032)	- 0,013
N.19	6 (F)	0,155	0,535 (0,402)	0,101 (0,035)	0,097
N.22	8 (F)	0,124	0,582 (0,264)	0,120 (0,044)	0,142
N.58	11 (F)	0,175	0,404 (0,141)	0,117 (0,043)	0,001
N.12	15 (M)	0,108	0,630 (0,410)	0,108 (0,042)	0,133
N.14	17 (M)	0,110	0,524 (0,155)	0,105 (0,033)	0,152
N.8	24 (F)	0,119	0,496 (0,171)	0,106 (0,037)	0,140
N.18	36 (M)	0,111	0,583 (0,178)	0,118 (0,043)	- 0,041

Tableau 1. Résultats des variables micro-architecturales de la métaphyse distale du radius (les âges sont exprimés en mois, M : masculin, F : féminin, BV/TV : fraction volumique d'os trabéculaire (sans unité), Tb.Sp : espacement trabéculaire (en mm), Tb.Th : épaisseur trabéculaire (en mm), Tb.EF : facteur ellipsoïde trabéculaire (sans unité), σ : écart type).

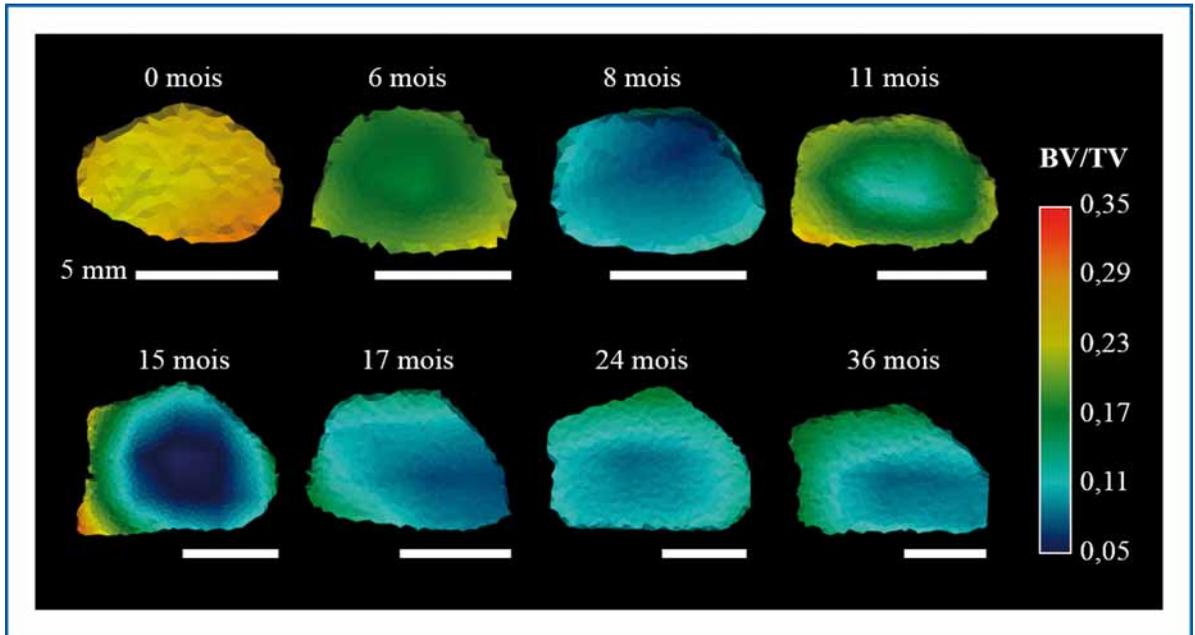


Figure 2. Vues distales des cartographies 3D de BV/TV au sein de la métaphyse distale du radius.

À 6 et à 8 mois, la densité osseuse reste globalement homogène mais l'os trabéculaire est de moins en moins dense (**Figure 2**). La fraction volumique diminue, représentant 17,5 % du volume et l'espacement trabéculaire augmente (**tableau 1, Figure 3**). Pourtant une augmentation marquée de l'épaisseur trabéculaire est notée, passant de 0,101 à 0,120 mm (**Tableau 1**). Ces observations peuvent être liées à un remodelage important de la structure trabéculaire en lien avec des changements de contraintes biomécaniques. En effet, si la densité et l'espacement trabéculaire diminuent alors que l'épaisseur augmente c'est qu'il existe une diminution de la quantité des trabécules existantes. Les trabécules deviennent des piliers plus épais, dénotant certainement de sollicitations plus importantes du poignet.

À 11 mois, la densité osseuse n'est plus du tout homogène (**Figure 2**). L'os trabéculaire est beaucoup plus dense en périphérie et se raréfie au centre. BV/TV augmente, Tb.Sp diminue et Tb.Th présente une valeur très importante (**Figure 3**). Tb.EF est de nouveau proche de 0. À 11 mois, un enfant est capable d'une grande mobilité, mais n'est pas encore capable de marcher seul. Ses poignets sont sollicités pour prendre des positions statiques (assis ou debout) et se déplacer (prélocomotion). L'organisation

concentrique de la densité osseuse est tout à fait révélatrice d'un renforcement de la métaphyse osseuse avec une production importante de trabécules à la forme peu différenciée, pouvant alors répondre à des contraintes d'appuis sur l'ensemble de l'extrémité en périphérie.

À 15 mois, l'hétérogénéité de la densité osseuse s'accroît et les densités les plus fortes se localisent du côté médial (**Figure 2**). BV/TV diminue de nouveau et Tb.Sp atteint ses valeurs les plus importantes, l'épaisseur trabéculaire retrouve une valeur basse (**Tableau 1**). Les changements micro-architecturaux mis en évidence à cet âge (**Tableau 1, Figure 3**), auquel l'enfant est tout juste capable de marcher seul, dénote de l'hyperspécialisation de la métaphyse radiale. L'os est le plus adapté aux contraintes biomécaniques de la prélocomotion.

À 17, 24 et 36 mois (**Figure 2**), les densités les plus importantes sont très localisées, et hétérogènes. Mais BV/TV reste relativement faible et se stabilise. Tb.Sp diminue et se stabilise (**Figure 3**). La répartition et les valeurs de la densité osseuse montre que les contraintes biomécaniques sont réduites. Le membre supérieur est de plus en plus libre et se spécialise pour d'autres fonctions, ne nécessitant pas les mêmes quantités d'os trabéculaire en termes de

résistance. Cependant, à 36 mois (**Tableau 1, Figure 3**) Tb.Th augmente légèrement, accompagné d'un Tb.EF qui retrouve une valeur proche de 0. Il se pourrait qu'il s'agisse de signes précoces de changements futurs dans l'utilisation du poignet et probablement de la main.

Tous les paramètres micro-architecturaux mesurés montrent clairement, par les variations observées, qu'un « évènement » s'opère entre 6 et 15 mois. La MAOT enregistre le signal de comportements locomoteurs (Ryan & Shaw, 2012) et répond aux changements de contraintes biomécaniques (Frost, 1990a ; Frost, 1990b). Les variations observées sont donc à mettre en relation avec des changements biomécaniques liés à des changements de comportements locomoteurs.

Les résultats ont été obtenus sur un échantillon relativement restreint. Cependant, suspectant la potentialité de la MAOT à enregistrer ces changements locomoteurs, les âges ont été choisis pour se rapprocher des âges moyens des jalons de la sé-

quence du développement psychomoteur menant jusqu'à la MBA, favorisant ainsi la détection d'un signal. Même s'il est connu que de légères variations entre garçons et filles existent dans les âges des étapes du développement psychomoteur (Adolph et al, 2009) il a été montré à plusieurs reprises que la MAOT ne présentait pas de différences significatives en fonction du sexe des individus avant l'adolescence (Colombo, 2014 ; Khosla et al, 2006 ; Kirmani et al, 2009 ; Wang et al, 2010). De plus les individus analysés ici, ne présentaient sur leur squelette aucun signe pathologique lié à un problème de croissance, s'inscrivant totalement dans la variabilité populationnelle normale. Ils ne présentaient pas non plus de signe de carence alimentaire (e.g. en vitamine D, fer) pouvant impacter le développement physique et le développement psychomoteur (Morales et al, 2012 ; Pala et al, 2010 ; Siegel et al, 2005). De plus les individus étudiés proviennent d'une population très bien circonscrite dans le temps (tous sont décédés en 1901) et dans l'espace (ville de Bologne, Italie) la rendant tout à fait homogène biologiquement (Veschi & Facchini, 2002) et aussi dans ses pratiques culturelles.

“ L'acquisition de la marche en contexte normal de développement, est définie, en très grande partie, culturellement. ”

La place de l'enfant et sa prise en charge sont définies socialement et culturellement. En effet, le milieu socio-culturel dans lequel un enfant se développe a un effet majeur sur la précocité de son développement psychomoteur (Adolph et al, 2009). Une stimulation quotidienne et des interactions sociales plus nombreuses (avec les parents *s.l.* ou la communauté en général) accélèrent le développement psychomoteur, comme il a été montré dans des populations africaines ou coréennes (Bril, 1997). De plus, le contexte socio-culturel du développement a une influence prépondérante que ce soit entre milieu rural et urbain avec des conséquences sur sa précocité à travers divers pays d'Afrique (Geber, 1973) ou par rapport au statut nutritionnel, même défavorable (Angulo-Barroso et al, 2011).

Conclusions

L'acquisition de la marche en contexte normal de développement, est définie, en très grande partie, culturellement. La MAOT permet d'iden-

tifier au moins le moment de la prélocomotion et pourrait, au plus, permettre de définir les étapes du développement de la MBA. Elle donne

ainsi des indications importantes sur les rythmes de développement des enfants. En projetant ces réflexions en termes évolutifs, l'analyse de l'acquisition de la MBA permettrait de comprendre le développement psychomoteur dans les populations du passé. En effet, la néolithisation particulièrement a entraîné des changements conséquents en termes de mode de vie (du nomadisme au sédentarisme), redéfinissant ainsi les cultures humaines, et a certainement changé les rythmes de développement des enfants. L'analyse de la MAOT permettrait ainsi de l'aborder et de comprendre d'une certaine manière l'impact que peuvent avoir des pratiques culturelles sur la biologie de l'individu. De plus, l'analyse des signaux micro-architecturaux des changements locomoteurs des jeunes primates associée aux travaux effectués sur l'évolution du cerveau, permettrait d'affiner l'état des connaissances des processus ontogéniques et de leurs rythmes au cours de l'évolution des hominidés et peut-être d'en extraire des interprétations culturelles. De

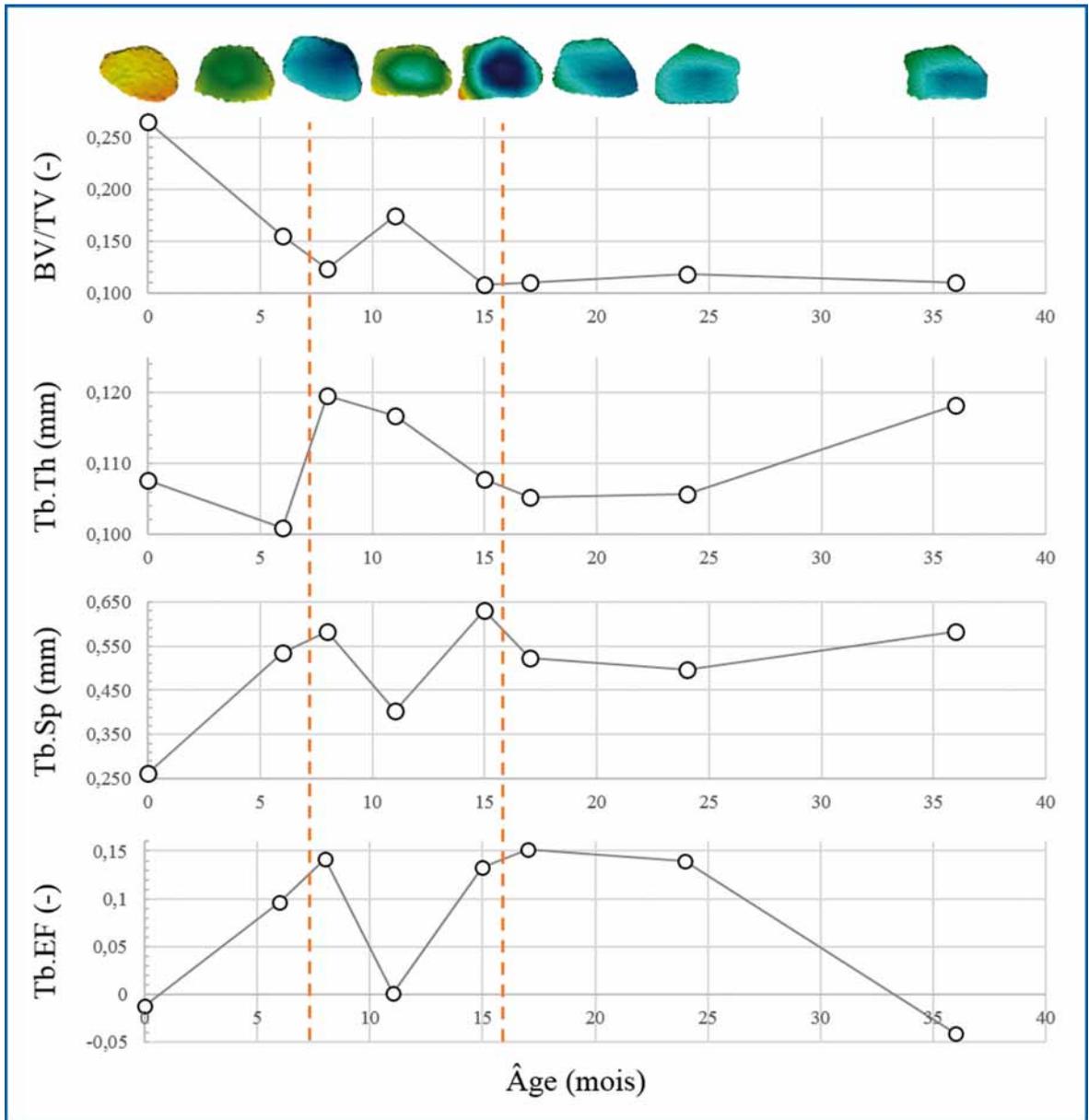


Figure 3. Variations des différents paramètres micro-architecturaux en fonction de l'âge (BV/TV : fraction volumique d'os trabéculaire, Tb.Sp : espacement trabéculaire, Tb.Th : épaisseur trabéculaire, Tb.EF : facteur ellipsoïde trabéculaire).

la même manière, la question de l'influence des innovations actuelles sur le développement psychomoteur des enfants futurs peut se poser.

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour avoir financé ce projet. Je remercie le Pr. Jean-Jacques Hublin d'avoir supervisé

ce projet et de m'avoir accueilli au sein du département d'Evolution Humaine de l'Institut Max Planck d'Anthropologie Evolutionniste (MPI-EVA) à Leipzig, la Pr. Maria Giovanna Belcastro (Université de Bologne) de m'avoir permis de travailler sur la collection de référence de Bologne, Maria Pia Morigi et Matteo Bettuzzi (Université de Bologne) pour avoir réalisé l'acquisition

des microscanners et, Zewdi Tsegai et Nick Stephens (doctorants au MPI-EVA) pour leur aide primordiale dans l'acquisition des résultats.

Bibliographie

- Adolph, K.E., Karasik, L.B. & Tamis-Le-monda, C.S. (2009). Motor skill. In Bornstein, M.H. (Ed.). *Handbook of cultural developmental science*, (pp. 61-88). Taylor and Francis Press.
- Angulo-Barroso, R.M., Schapiro, L., Liang, W., Rodrigues, O., Shafir, T., Kaciroti, N., Jacobson, S.W. & Lozoff, B. (2011). Motor development in 9-month-old infants in relation to cultural differences and iron status. *Developmental Psychobiology* 53 (2), 196-210.
- Assaiante, C. & Chabrol, B. (2010). Developmental and locomotor disorders in children. *Revue Neurologique* 166 (2), 149-157.
- Barak, M.M., Lieberman, D.E. & Hublin, J.J. (2011). A wolf in sheep's clothing: Trabecular bone adaptation in response to changes in joint loading orientation. *Bone* 49 (6), 1141-1151.
- Barbe, V. & Tourrette, C. (1999). Tous les enfants présentent-ils le même profil de développement psychomoteur dans la petite enfance ? *Journal de Pédiatrie et de Puériculture* 12 (1), 35-49.
- Berger, S.E., Theuring, C. & Adolph, K.E. (2007). How and when infants learn to climb stairs. *Infant Behavior and Development* 30 (1), 36-49.
- Bril, B. (1997). Culture et premières acquisitions motrices : Enfants d'europe, d'asie, d'afrique. *Journal de Pédiatrie et de Puériculture* 10 (5), 302-314.
- Bril, B. & Ledebt, A. (1994). Les débuts de la marche autonome chez l'enfant. *Journal de Pédiatrie et de Puériculture* 7 (1), 21-33.
- Byers, S., Moore, A.J., Byard, R.W. & Fazzalari, N.L. (2000). Quantitative histomorphometric analysis of the human growth plate from birth to adolescence. *Bone* 27 (4), 495-501.
- Clearfield, M.W. (2011). Learning to walk changes infants' social interactions. *Infant Behavior and Development* 34 (1), 15-25.
- Colombo, A. (2014). La micro-architecture trabéculaire de l'os en croissance : variabilité tridimensionnelle normale et pathologique analysée par microtomodensitométrie. Thèse de Doctorat en anthropologie biologique de l'Université de Bordeaux, p. 286
- Ding, M., Danielsen, C.C., Hvid, I. & Overgaard, S. (2012). Three-dimensional microarchitecture of adolescent cancellous bone. *Bone* 51 (5), 953-960.
- Doube, M. (2015). The ellipsoid factor for quantification of rods, plates, and intermediate forms in 3d geometries. *Frontiers in Endocrinology* 6 (15).
- Fajardo, R.J., Müller, R., Ketcham, R.A. & Colbert, M. (2007). Nonhuman anthropoid primate femoral neck trabecular architecture and its relationship to locomotor mode. *Anatomical Record* 290 (4), 422-436.
- Fajardo, R.J., Ryan, T.M. & Kappelman, J. (2002). Assessing the accuracy of high-resolution x-ray computed tomography of primate trabecular bone by comparisons with histological sections. *American Journal of Physical Anthropology* 118 (1), 1-10.
- Fazzalari, N.L., Moore, A.J., Byers, S. & Byard, R.W. (1997). Quantitative analysis of trabecular morphogenesis in the human costochondral junction during the postnatal period in normal subjects. *Anatomical Record* 248 (1), 1-12.
- Frost, H.M. (1990a). Skeletal structural adaptations to mechanical usage (satmu): 1. Redefining wolff's law: The bone modeling problem. *Anatomical Record* 226 (4), 403-413.
- Frost, H.M. (1990b). Skeletal structural adaptations to mechanical usage (satmu): 2. Redefining wolff's law: The remodeling problem. *Anatomical Record* 226 (4), 414-422.
- Geber, M. (1973). L'environnement et le développement des enfants africains *Enfance* 26 (3-4), 145-174.
- Glorieux, F.H., Travers, R., Taylor, A., Bowen, J.R., Rauch, F., Norman, M. & Parfitt, A.M. (2000). Normative data for iliac bone histomorphometry in growing children. *Bone* 26 (2), 103-109.
- Griffin, N.L. (2008). Bone architecture of the hominin second proximal pedal phalanx: A preliminary investigation. *Journal of Human Evolution* 54 (1), 162-168.
- Gross, T., Kivell, T.L., Skinner, M.M., Nguyen, N.H. & Pahr, D.H. (2014). A ct-image-based framework for the holistic analysis of cortical and trabecular bone morphology. *Palaeontologia Electronica* 17 (3).
- He, M., Walle, E.A. & Campos, J.J. (2015). A cross-national investigation of the relationship between infant walking and language development. *Infancy* 20 (3), 283-305.

- Ichikawa, J., Hara, T., Tamatsu, Y. & Ide, Y. (2007). Morphological changes in the internal structure of the articular eminence of the temporal bone during growth from deciduous to early mixed dentition. *Journal of Biomechanics* 40 (16), 3541-3547.
- Khosla, S., Riggs, B.L., Atkinson, E.J., Oberg, A.L., McDaniel, L.J., Holets, M., Peterson, J.M. & Melton Iii, L.J. (2006). Effects of sex and age on bone microstructure at the ultradistal radius: A population-based noninvasive in vivo assessment. *Journal of Bone and Mineral Research* 21 (1), 124-131.
- Kirmani, S., Christen, D., Van Lenthe, G.H., Fischer, P.R., Bouxsein, M.L., McCready, L.K., Melton Iii, L.J., Riggs, B.L., Amin, S., Müller, R. & Khosla, S. (2009). Bone structure at the distal radius during adolescent growth. *Journal of Bone and Mineral Research* 24 (6), 1033-1042.
- Kivell, T.L. (2016). A review of trabecular bone functional adaptation: What have we learned from trabecular analyses in extant hominoids and what can we apply to fossils? *Journal of anatomy* 228 (4), 569-594.
- Lee, D.N. & Aronson, E. (1974). Visual proprioceptive control of standing in human infants. *Perception and Psychophysics* 15 (3), 529-532.
- Levtzion-Korach, O., Tennenbaum, A., Schnitzer, R. & Ornoy, A. (2000). Early motor development of blind children. *Journal of Paediatrics and Child Health* 36 (3), 226-229.
- Liu, D., Burrows, M., Egeli, D. & McKay, H. (2010). Site specificity of bone architecture between the distal radius and distal tibia in children and adolescents: An hr-pqct study. *Calcified Tissue International* 87 (4), 314-323.
- Lopes, V.B., De Lima, C.D. & Tudella, E. (2009). Motor acquisition rate in brazilian infants. *Infant and Child Development* 18 (2), 122-132.
- Mazurier, A., Nakatsukasa, M. & Macchiarelli, R. (2010). The inner structural variation of the primate tibial plateau characterized by high-resolution microtomography. Implications for the reconstruction of fossil locomotor behaviours. *Comptes Rendus Palevol* 9 (6-7), 349-359.
- McColl, D.J., Abel, R.L., Spears, I.M. & Macho, G.A. (2006). Automated method to measure trabecular thickness from microcomputed tomographic scans and its application. *Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 288 (9), 982-988.
- McGraw, M.B. (1940). Neuromuscular development of the human infant as exemplified in the achievement of erect locomotion. *The Journal of Pediatrics* 17 (6), 747-771.
- Modlesky, C.M., Bajaj, D., Kirby, J.T., Mulrooney, B.M., Rowe, D.A. & Miller, F. (2011). Sex differences in trabecular bone microarchitecture are not detected in pre and early pubertal children using magnetic resonance imaging. *Bone* 49 (5), 1067-1072.
- Modlesky, C.M., Whitney, D.G., Carter, P.T., Allerton, B.M., Kirby, J.T. & Miller, F. (2014). The pattern of trabecular bone microarchitecture in the distal femur of typically developing children and its effect on processing of magnetic resonance images. *Bone* 60, 1-7.
- Morales, E., Guxens, M., Llop, S., Rodríguez-Bernal, C.L., Tardón, A., Riaño, I., Ibarluzea, J., Lertxundi, N., Espada, M., Rodríguez, A. & Sunyer, J. (2012). Circulating 25-hydroxyvitamin d3 in pregnancy and infant neuropsychological development. *Pediatrics* 130 (4), e913-e920.
- Mulhern, D.M. & Ubelaker, D.H. (2009). Bone microstructure in juvenile chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 368-375.
- Osborne, D., Effmann, E., Broda, K. & Harrelson, J. (1980). The development of the upper end of the femur, with special reference to its internal architecture. *Radiology* 137 (1 D), 71-76.
- Pala, E., Erguven, M., Guven, S., Erdogan, M. & Balta, T. (2010). Psychomotor development in children with iron deficiency and iron-deficiency anemia. *Food and Nutrition Bulletin* 31 (3), 431-435.
- Pritchett, J.W. (1991). Growth plate activity in the upper extremity. *Clinical Orthopaedics and Related Research* (268), 235-242.
- Raichlen, D.A., Gordon, A.D., Foster, A.D., Webber, J.T., Sukhdeo, S.M., Scott, R.S., Gosman, J.H. & Ryan, T.M. (2015). An ontogenetic framework linking locomotion and trabecular bone architecture with applications for reconstructing hominin life history. *Journal of Human Evolution* (0).
- Reissis, D. & Abel, R.L. (2012). Development of fetal trabecular micro-architecture in the

humerus and femur. *Journal of anatomy* 220 (5), 496-503.

- Ryan, T.M. & Ketcham, R.A. (2005). Angular orientation of trabecular bone in the femoral head and its relationship to hip joint loads in leaping primates. *Journal of Morphology* 265 (3), 249-263.

- Ryan, T.M. & Krovitz, G.E. (2006). Trabecular bone ontogeny in the human proximal femur. *Journal of Human Evolution* 51, 591-602.

- Ryan, T.M. & Shaw, C.N. (2012). Unique suites of trabecular bone features characterize locomotor behavior in human and non-human anthropoid primates. *PLoS ONE* 7 (7), e41037.

- Ryan, T.M. & Walker, A. (2010). Trabecular bone structure in the humeral and femoral heads of anthropoid primates. *Anatomical Record* 293 (4), 719-729.

- Salle, B.L., Rauch, F., Travers, R., Bouvier, R. & Glorieux, F.H. (2002). Human fetal bone development: Histomorphometric evaluation of the proximal femoral metaphysis. *Bone* 30 (6), 823-828.

- Schaffler, M.B. & Burr, D.B. (1984). Primate cortical bone microstructure: Relationship to locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 65 (2), 191-197.

- Scheuer, L. & Black, S. (2000). *Developmental juvenile osteology*. Academic Press, London.

- Shaw, C.N. & Ryan, T.M. (2012). Does skeletal anatomy reflect adaptation to locomotor patterns? Cortical and trabecular architecture in human and nonhuman anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology* 147(2), 187-200.

- Siegel, E.H., Stoltzfus, R.J., Kariger, P.K., Katz, J., Khatry, S.K., Leclercq, S.C., Pollitt, E. & Tielsch, J.M. (2005). Growth indices, anemia, and diet independently predict motor milestone acquisition of infants in south central nepal. *Journal of Nutrition* 135 (12), 2840-2844.

- Stephens, N.B., Kivell, T.L., Gross, T., Pahr, D.H., Lazenby, R.A., Hublin, J.J., Hershkovitz, I. & Skinner, M.M. (2016). Trabecular architecture in the thumb of pan and homo: Implications for investigating hand use, loading, and hand preference in the fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 161 (4), 603-619.

- Sutherland, D. (1997). The development of mature gait. *Gait & Posture* 6 (2), 163-170.

- Sylla, M., Sidibé, T., Traoré, B., Traoré, I., Dicko-Traoré, F. & Keita, M.M. (2007). Développement psychomoteur des nourrissons de 0 à 12 mois dans le district de Bamako. *Journal de Pédiatrie et de Puériculture* 20 (6), 233-237.

- Tardieu, C. (1999). Ontogeny and phylogeny of femoro-tibial characters in humans and hominid fossils: Functional influence and genetic determinism. *American Journal of Physical Anthropology* 110 (3), 365-377.

- Tardieu, C. (2012). *Comment nous sommes devenus bipèdes. Le mythe des enfants loups*. Odile Jacob, Paris.

- Variot, G. (1926). La prélocomotion chez le jeune enfant avant la marche bipède. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris VII^o Série, Tome 7* (4-6), 42-42.

- Variot, G. & Gotcu, P. (1927a). La marche bipède chez le jeune enfant dans ses rapports avec le poids de naissance, le poids actuel, la dentition, l'alimentation et le sexe (suite). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris VII^o Série Tome 8* (1-3), 23-30.

- Variot, G. & Gotcu, P. (1927b). Le début de la marche bipède chez le jeune enfant dans ses rapports avec l'âge et la taille. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris VII^o Série Tome 8* (1-3), 17-23.

- Veschi, S. & Facchini, F. (2002). Recherches sur la collection d'enfants et d'adolescents d'âge et de sexe connus de Bologne (Italie) : Diagnose de l'âge sur la base du degré de maturation osseuse. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 14 (3-4), 263-294.

- Wang, Q., Wang, X.F., Iuliano-Burns, S., Ghasem-Zadeh, A., Zebaze, R. & Seeman, E. (2010). Rapid growth produces transient cortical weakness: A risk factor for metaphyseal fractures during puberty. *Journal of Bone and Mineral Research* 25 (7), 1521-1526.

- Wolff, J. (1892). *Das gesetz der transformation der knochen*. A. Hirschwald, Berlin.

Introduction

Learning to walk is a complex process, prone to important biological and cultural variations. Learning to walk can be described as the process of integrating postural necessities [...] and dynamic necessities (Bril & Ledebt, 1994). An

experienced walker is in constant imbalance. To avoid falling, the body's movements are coordinated thanks to a mature and reactive nervous system that is essentially subjected to stimuli from the visual, vestibular (whose inner ear plays a key role in the postural balance) and proprioceptive (allowing the body to position itself in space and to appreciate the resistance of the supports on which the body moves). The acquisition of bipedal independent locomotion (BIL) in a child is an important event inspiring pride (e.g. Sylla et al, 2007; Variot, 1926). As well as language development, the development of BIL is linked to the maturation of the central nervous system (He et al, 2015; Sylla et al, 2007). A baby's motor skills improve with the development of the brain, but also with the increase and distribution of tone and muscular strength, enabling him to support himself (Barbe & Tourrette, 1999; Variot & Gotcu, 1927a; Variot & Gotcu, 1927b). Visual information is essential for controlling posture in children who begin to stand alone (Barbe & Tourrette, 1999; Lee & Aronson, 1974), and their absence leads to significant delays in acquiring BIL (Levtzion-Korach et al, 2000). In addition, many diseases affecting the acquisition of the BIL exist (Assaiante & Chabrol, 2010). Congenital malformation of the nervous system, such as hypoplasia of the cerebellum, can thus completely inhibit the development of bipedalism (Tardieu, 2012).

The acquisition of the BIL is divided into several stages, for which stage n is often a prerequisite for stage $n+1$. This sequence is found for all children (Adolph et al, 2009). It begins at birth, with reflex stepping phase (McGraw, 1940) implying an innate part of locomotor development. Next comes head support, chest raising, sitting with, then, without support, the acquisition of an alternative autonomous locomotion mode (as crawling) also called *prelocomotion* (Variot, 1926), standing alone and movement with support, and finally the BIL. All populations combined, in a normal development context, a child is able to walk alone between 9 and 18 months old (Adolph et al, 2009; Barbe & Tourrette, 1999). However, its walking does not yet present adult characteristics, generally acquired after the age of 6 years old (Barbe & Tourrette, 1999), despite a strong intra- and interindividual variability (Sutherland, 1997).

The rhythms of BIL development are variable and highly dependent on the socio-cultural context (Angulo-Barroso et al, 2011; Berger et al, 2007; Bril, 1997; Levtzion-Korach et al, 2000; Lopes et al, 2009; Sylla et al, 2007). Its early acquisition marks the beginning of autonomy and individualization (Sylla et al, 2007). Thus, interactions with family and friends, especially with the mother (Clearfield, 2011), the quality of emotional exchanges, encouraging motivation to walk (Barbe & Tourrette, 1999), regardless of nutritional status (Angulo-Barroso et al, 2011) and the learning provided (Berger et al, 2007; Lopes et al, 2009; Sylla et al, 2007) are important factors in this variability.

It has long been known that the organization of trabecular bone microarchitecture (TBMA) responds to variations in biomechanical stresses (Wolff, 1892). Bone tissue modifies its structure to optimize its resistance to stress (Frost, 1990a; Frost, 1990b). Structural variations of the TBMA allow, in particular, analyzing locomotor behaviors and extract a signal from them, but also to understand their impact on bone development in general (Barak et al, 2011; Fajardo et al, 2007; Griffin, 2008; Mazurier et al, 2010; Mulhern & Ubelaker, 2009; Ryan & Ketcham, 2005; Ryan & Shaw, 2012; Ryan & Walker, 2010; Schaffler & Burr, 1984; Shaw & Ryan, 2012).

Upper and lower limbs of a fetus are subject to the same physical and biomechanical stresses in the uterus (Frost, 1990a; Frost, 1990b). Thus, femur and humerus of a fetus show no microarchitectural difference (Reissis & Abel, 2012). Because of its high adaptability to biomechanical stresses, and a very high rate of remodeling at this stage of development (Salle et al, 2002), TBMA undergoes very different ontogenetic changes from one anatomical region to another (Byers et al, 2000; Colombo, 2014; Ding et al, 2012; Fazzalari et al, 1997; Glorieux et al, 2000; Ichikawa et al, 2007; Kirmani et al, 2009; Liu et al, 2010; McColl et al, 2006; Modlesky et al, 2011; Modlesky et al, 2014; Raichlen et al, 2015; Reissis & Abel, 2012; Ryan & Krovitz, 2006; Wang et al, 2010). During growth, locomotor changes lead to morphological adaptations of bone tissue and cartilage of the lower limb bones, especially the femur (Frost, 1990a; Frost, 1990b; Tardieu, 1999; Tardieu, 2012). On the contrary, the morphology of the upper limb bones changes a little

and once the bipedal locomotion is acquired, upper limb is free of locomotor constraints and can specialize in the use of the hand (Kivell, 2016; Osborne et al, 1980; Scheuer & Black, 2000; Stephens et al, 2016). However, prelocomotion, standing position and BIL lead to a redistribution of weight loads at level of the articulations and especially the wrist. Indeed, when the child crawls, prelocomotion uses predominantly this joint (Barbe & Tournette, 1999).

The stages of the BIL development and factors influencing its kinetics, kinematics and associated anatomical changes, including skeletal changes, are well known today. But what about variations in the structure of the bone tissue itself, especially in the upper limb, which is integrated into the locomotion for a short period of time? Are TBMA variations in relation to prelocomotion identifiable?

Materials and Methods

The radius distal metaphysis is a component of the wrist joint and is the anatomical region of interest in this study. The growth cartilage of the distal radius produces 75% of the total bone length (Pritchett, 1991) and thus, is likely able to record changes in TBMA, that are potentially related to changes in locomotion.

This is a feasibility study, the objective of which is to find out the TBMA's potential to respond to the problem raised. For this purpose and for reasons of cost and time required for data acquisition, eight of the 104 children, aged from 0 to 3 years old, of the Bologna osteological collection of identified skeletons (*i.e.* at least known age and sex) (Veschi & Facchini, 2002) were selected (4 boys aged 0,15,17 and 36 months old and 4 girls aged 6,8,11 and 24 months old). Their ages are approaching the average age of acquisition in European populations of the stages leading to the BIL. During this period of development, the joints are equally stressed on both sides of the body. Thus, only the left side was analyzed. The individuals selected did not present any macroscopic signs of disease, particularly developmental or related to nutritional deficiencies.

Microcomputed tomography, an X-ray imaging technique, offers details comparable to those useful for histological analysis (Fajardo et al, 2002) and has the major advantage of being non-destructive. This technique is therefore particularly appropriate to the analysis of

TBMA, especially on precious specimens (Coqueugniot et al, 2015) such as fossil human remains or skeletons from collection of identified skeletons.

All the radii were positioned and oriented in the exact same way inside the microscanner. The Z-axis of acquisition perfectly matches the main axis of the bone. Bone tissue directly below the metaphyseal surface was excluded from the microscanned area. Indeed, it is the most recently formed and therefore least influenced by biomechanical stresses. The microscanned area then begins at 5% of the bone length and measures 10% of its maximum length, representing a section of 5 to 10 mm thick, depending on the individuals' age (**Figure 1**). Each acquisition has a resolution of 10.7 μm (microCT system, 150 kV source - 0.5 mA).

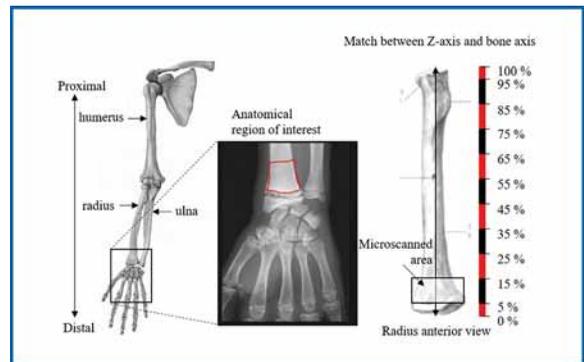


Figure 1. Location of the anatomical region of interest and positioning of the microscanned area.

The acquired images were segmented with Avizo 6.3 software to isolate the trabecular bone from the rest of the image and then analyzed with MedTool 4.0 (Gross et al, 2014) to measure the following trabecular parameters: trabecular bone volume fraction (BV/TV), thickness, spacing and trabecular ellipsoid factor (Tb.Th, Tb.Sp, Tb.EF). The latter is an index of the shape of the trabeculae. In addition, 3D maps of the distribution of the volume fraction were produced.

Results – Discussion

The results obtained in this study are listed in **Table 1** and illustrated in **Figures 2** and **3**.

In general, the distal metaphysis during this period of growth (which includes the acquisition of the BIL) shows variations in its TBMA.

Table 1: Results of the microarchitectural parameters measured for the distal metaphysis of the radius (ages are expressed in months, M: male, F: female, BV/TV: trabecular bone volumetric fraction (without unit), Tb.Sp: trabecular spacing (mm), Tb.Th: trabecular thickness (mm), Tb.EF: trabecular ellipsoid factor (without unit), σ : standard deviation).

Individual	Age (sex)	BV / TV	Tb.Sp (σ)	Tb.Th (σ)	Tb.EF
N.61	0 (M)	0.265	0.261 (0.079)	0.108 (0.032)	- 0.013
N.19	6 (F)	0.155	0.535 (0.402)	0.101 (0.035)	0.097
N.22	8 (F)	0.124	0.582 (0.264)	0.120 (0.044)	0.142
N.58	11 (F)	0.175	0.404 (0.141)	0.117 (0.043)	0.001
N.12	15 (M)	0.108	0.630 (0.410)	0.108 (0.042)	0.133
N.14	17 (M)	0.110	0.524 (0.155)	0.105 (0.033)	0.152
N.8	24 (F)	0.119	0.496 (0.171)	0.106 (0.037)	0.14
N.18	36 (M)	0.111	0.583 (0.178)	0.118 (0.043)	- 0.041

Between the beginning and the end of the analysis period (from 0 to 3 years old), the volume fraction decreases from 26.5% to 11.1% of the total volume of the area analyzed. The average trabecular thickness increases from 0.108 mm to 0.118 mm, as does the trabecular spacing, ranging from 0.261 mm to 0.583 mm on average. Finally Tb.EF negative, but close to 0 at birth remains negative and close to 0, at 3 years old. The trabecular network then becomes less dense, certainly due to the larger trabecular spaces

between trabeculae, even if the trabecular thickness increases. These general observations indicate biomechanical changes. In addition, it is important to note that for each parameter, an inversion of the general trend in their variation is observed between 6 and 15 months old (**Figure 3**). This period includes acquisitions of sitting with and without supports (5 and 9 months-old), standing position with the help of the hands (11 months old), prelocomotion and BIL (15 months old) (Barbe & Tourrette, 1999).

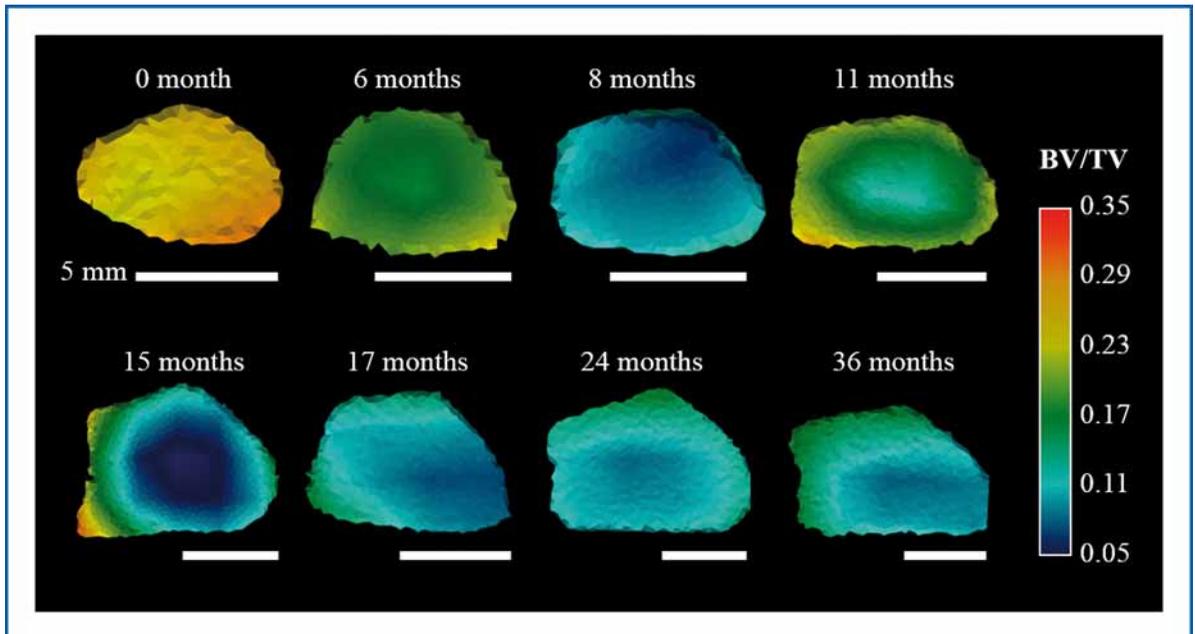


Figure 2. Distal views of BV/TV 3D maps within the distal metaphysis of the radius.

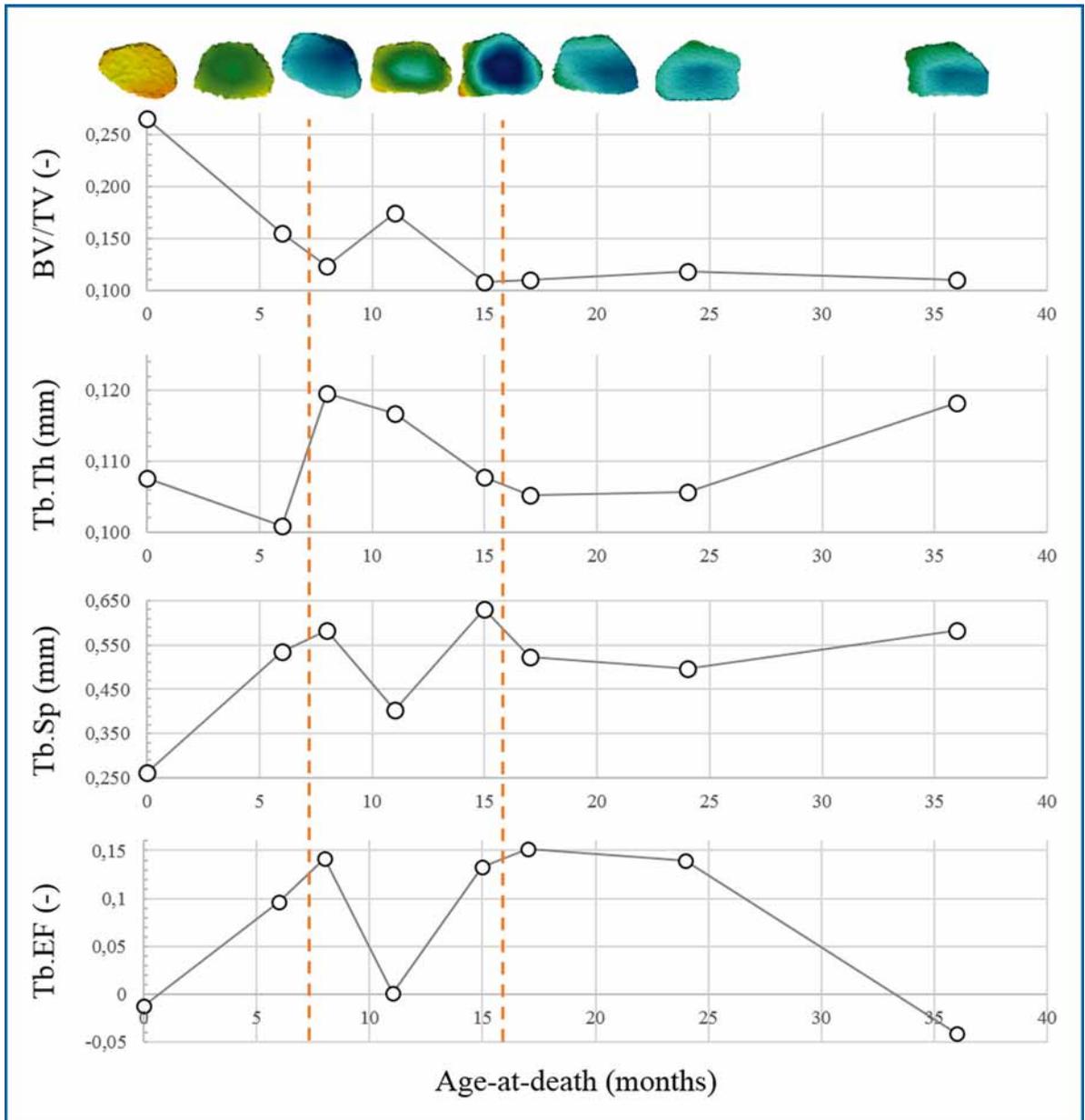


Figure 3. Microarchitectural parameters variations according to the age at death (BV/TV: trabecular bone volumetric fraction, Tb.Sp.: trabecular spacing, Tb.Th: trabecular thickness, Tb.EF: trabecular ellipsoid factor).

More precisely, at 0 month of age, the trabecular bone within the metaphysis (**Figure 2**) is very dense and has a very homogeneous distribution. Indeed, at this age, BV/TV is highest and trabecular spacing is smallest (**Table 1**). At birth, individuals are growing fast, bone production comes first and the bone tissue is not specialized (Colombo, 2014). Tb.EF close to 0 confirms it.

The ellipsoidal factor is an index estimating the shape of bone trabeculae. The closer it is to 1 and the more tubular the trabeculae will be; the closer it is to - 1, the flatter they will be (Doube, 2015). 0 being the intermediate, trabeculae do not have a well-defined shape.

At 6 and 8 months of age, bone density remains globally homogeneous but the trabecular bone is

less and less dense (**Figure 2**). The volume fraction decreases, equal to 17.5% of the total volume and trabecular spacing increases (**Table 1**, **Figure 3**). However, an important increase in trabecular thickness is noted, from 0.101 to 0.120 mm (**Table 1**). These observations can be linked to a significant remodeling of the trabecular structure in relation to changes in biomechanical stresses. Indeed, a decrease of density and trabecular spacing with an increase thickness, reveal a decrease in the quantity of existing trabeculae. The trabeculae become thicker pillars, certainly indicating greater strain on the wrist.

At 11 months of age, bone density is no longer homogeneous (**Figure 2**). The trabecular bone is much denser in the periphery and becomes thinner in the center. BV/TV increases, Tb.Sp decreases and Tb.Th has a very high value (**Figure 3**). Tb.EF is again close to 0. At 11 months of age, a child is capable of great mobility, but is not yet able to walk alone. His wrists are used to take static positions (sitting or standing) and move (prelocomotion). The concentric organization of the bone density is very revealing of a reinforcement of the bone metaphysis with an important production of trabeculae with a little differentiated shape, being able to respond to supporting constraints on the periphery of the entire end.

At 15 months of age, the heterogeneity of bone density increases and the highest densities are located on the medial side (**Figure 2**). BV/TV decreases again and Tb.Sp reaches its highest values, trabecular thickness returns to a low value (**Table 1**). The microarchitectural changes highlighted at this age (**Table 1**, **Figure 3**), at which the child is barely able to walk alone, indicate the hyper-specialization of the radial metaphysis. The bone is best suited to the biomechanical constraints of prelocomotion.

At 17, 24 and 36 months of age (**Figure 2**), the highest densities are very localized and heterogeneous. But BV/TV remains relatively low and stabilizes. Tb.Sp decreases and stabilizes (**Figure 3**). The distribution and values of bone density show that biomechanical stresses are reduced. The upper limb is increasingly free and is specializing in other functions, not requiring the same amount of trabecular bone in terms of strength. However, at 36 months of age (**Table 1**,

Figure 3) Tb.Th increases slightly, with Tb.EF returning to a value close to 0. These may be early signs of future changes in the use of the wrist and potentially the hand.

All the measured microarchitectural parameters clearly show, through the observed variations, that an “event” takes place between 6 and 15 months old. TBMA records the signal of locomotor behaviors (Ryan & Shaw, 2012) and responds to biomechanical stress changes (Frost, 1990a; Frost, 1990b). The observed variations are therefore related to biomechanical changes linked to changes in locomotor behavior.

The results were obtained on a relatively small sample. However, suspecting that TBMA has the potential to record these locomotor changes, the ages were chosen to approximate the average ages of the milestones in the psychomotor development sequence leading to the BIL, thus facilitating the detection of a signal. Although it is known that slight variations between boys and girls exist in the ages of the psychomotor development stages (Adolph et al, 2009) it has been repeatedly shown that there are no significant differences between the sexes before adolescence in TBMA (Colombo, 2014; Khosla et al, 2006; Kirmani et al, 2009; Wang et al, 2010). In addition, the individuals analyzed here did not present on their skeleton any pathological signs related to an abnormal growth, and are integrated within the normal population variability. They also showed no evidence of dietary deficiency (e. g. vitamin D, iron) that could affect physical and psychomotor development (Morales et al, 2012; Pala et al, 2010; Siegel et al, 2005). Moreover, the studied individuals come from a population that was very well defined over time (all died in 1901) and space (the city of Bologna, Italy) making it entirely biologically homogeneous (Veschi & Facchini, 2002) and also in its cultural practices.

The child’s place and care are socially and culturally defined. Indeed, the socio-cultural environment in which a child develops has a major effect on the earliness of his or her psychomotor development (Adolph et al, 2009). Daily stimulations and increased social interactions (with parents or peoples in general) accelerate psychomotor development, as has been shown in some African and Korean populations (Bril, 1997). Moreover, the socio-cultural context of development has

a preponderant influence, whether it is between rural and urban areas, with consequences on its precocity across various African countries (Geber, 1973) or in relation to nutritional status, even if unfavorable (Angulo-Barroso et al, 2011).

Conclusions

The acquisition of bipedal walking or locomotion in a normal context of development is defined, for a large extent, culturally. The TBMA allow identifying at least the time of prelocomotion and then could define the stages of BIL development. In this way, it provides important insights into children's development rhythms. By projecting these reflections in evolutionary terms, the analysis of BIL acquisition would make it possible to understand psychomotor development in past populations. Indeed, neolithization in particular has led to significant lifestyle changes (from nomadism to sedentarism), redefining human cultures, and has certainly changed the rhythms of children's development. TBMA analysis would thus make it possible to approach it and to understand in a certain way the impact that cultural practices can have on the biology of the individual. In addition, the analysis of microarchi-

tectural signals of locomotor changes in young primates associated with studies on brain evolution would allow refining knowledge of ontogenetic processes and their rhythms during the evolution of hominids, and may be able to potentially extract cultural interpretations from them. Similarly, the question of the influence of current innovations on the psychomotor development of future children may arise.

Acknowledgements

First of all, I would like to thank the Fyssen Foundation for funding this project. I would like to thank Pr. Jean-Jacques Hublin for having supervised this project and for welcoming me to the Department of Human Evolution of the Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology (MPI-EVA) in Leipzig, Pr. Maria Giovanna Belcastro (Bologna University) for having allowed me to work on the Bologna collection of identified skeletons, Maria Pia Morigi and Matteo Bettuzzi (Bologna University) for having made the acquisition of the microscanners and, Zewdi Tsegai and Nick Stephens (MPI-EVA PhD candidates) for their essential assistance in the acquisition of results.

“The acquisition of bipedal walking or locomotion in a normal context of development is defined, for a large extent, culturally.”

Traditions techniques dans les sociétés néandertaliennes du sud-ouest de l'Europe : continuités et ruptures dans les industries lithiques de la *Gruta da Oliveira* (Portugal)

Marianne DESCHAMPS

*Post-doctorante, UNIARQ - Centro de Arqueologia da Universidade de Lisboa (Portugal)
& TRACES - UMR 5608 du CNRS (Toulouse, France)*

Résumé

Fondée sur des approches taphonomique et techno-économique des industries lithiques, cette étude vise à mener une réflexion sur le morcellement territorial perceptible au Paléolithique moyen. Cette géographie culturelle, particulièrement identifiable au Stade Isotopique Marin (MIS) 3 pourrait résulter de processus évolutifs déjà en place dès le MIS 5, ou être en discontinuité avec les périodes antérieures. Mon objectif est alors de tenter de retracer les origines de ce phénomène de morcellement territorial.

Dans ce but, l'analyse techno-économique des industries de la *Gruta da Oliveira* (Portugal), rattachées aux MIS 5 à 3 permettra de construire une réflexion sur les liens potentiels entre ces industries, en termes de filiation et de rupture dans un secteur où le peuplement fut continu durant la période analysée.

Mots-clés

Néandertal, Paléolithique moyen, industrie lithique, taphonomie, remontages, techno-économie, MIS 5

Technical traditions in southwestern Europe's Neanderthal societies: continuity and discontinuity in lithic industries at *Gruta da Oliveira* (Portugal)

Abstract

The aim of my research project is to investigate the process of territorialization during the Middle Palaeolithic based on taphonomic and techno-economic approaches to lithic industries. The cultural geography of the Middle Paleolithic is well apparent by Marine Isotopic Stage (MIS) 3, but it is not clear whether this might be the result of evolutionary processes already in place during MIS 5 or if there is a rupture with the preceding periods.

The goal is thus to retrace the origin of this phenomenon and ultimately distinguish between cultural continuity or discontinuity. The analysis of the lithic industries from the *Gruta da Oliveira* (Portugal), dating between MIS 5 and 3, allow for the consideration of *in situ* cultural change in a region continuously occupied during the period under study.

Keywords

Neanderthal, Late Middle Paleolithic, lithic industry, taphonomy, refits, techno-economy, MIS 5

Introduction

Les changements en diachronie dans la composition des assemblages lithiques donnent la possibilité d'évaluer les modes d'organisation socio-économique des groupes humains au sein d'un territoire. L'importante variabilité à la fois géographique et temporelle des industries du Paléolithique moyen reste difficile à interpréter notamment en raison du faible nombre de sites présentant de longues séquences stratigraphiques qui peuvent être placées dans un cadre chronologique fiable. De plus, ces changements restent inégalement documentés selon les régions. Les modalités et la nature exacte de ces changements restent également une question historiquement très débattue au sein de la discipline où se sont affrontées des théories culturalistes, économiques et chronologiques (Bordes, 1953 ; Binford, 1966 ; Mellars 1969). De nos jours, nous considérons que les causes à l'origine des changements dans les industries du Paléolithique moyen résultent probablement de facteurs multiples environnementaux, économiques et culturels (Thiébaud, *et al.* 2014).

La question de la modernité comportementale chez les Néandertaliens est un autre sujet très débattu. Des indices de modernité, à la fois techniques et symboliques, se multiplient chez les néandertaliens avant l'arrivée des Hommes Anatomiquement Modernes (HAM) en Europe (e.g. Zilhão *et al.* 2010 ; Cortez-Sanchez *et al.* 2011 ; Zilhão 2012 ; Rendu *et al.* 2013 ; Mussini et Maureille 2013 ; Romandini *et al.* 2014 ; Jaubert, *et al.* 2016) et ces comportements pourraient voir leurs racines profondément ancrées dans le Paléolithique moyen, dès le MIS 5. La territorialité des groupes pourrait également s'être complexifiée à partir de ce moment (Gamble, 1993). La régionalisation identifiée à partir de la variabilité des industries lithiques principalement visible au MIS 3 (Deschamps, 2014 ; 2017) pourrait alors résulter de processus territoriaux en place dès le MIS 5 ou bien se poser en rupture avec les phases antérieures. Ainsi, il se pourrait qu'une complexification comportementale s'observe entre les MIS 5 et 3 ou que l'ensemble des caractéristiques identifiées dans les industries du MIS 3 soit en place dès le MIS 5.

Afin de tester la présence de ruptures ou de continuités dans les comportements socio-

économiques durant la phase MIS 5-3, il est nécessaire d'interroger des séquences stratigraphiques qui présentent des successions d'occupations sur le temps long associées à un cadre chrono-stratigraphique fiable. Au Portugal, les sites qui remplissent ces conditions sont particulièrement rares. À ce titre, les neuf mètres d'épaisseur de l'archéo-séquence entièrement attribuée au Paléolithique moyen de la *Gruta da Oliveira* représentent une opportunité exceptionnelle.

Cette étude tente ainsi de caractériser les variations dans les industries lithiques des niveaux de la *Gruta da Oliveira* afin d'identifier les modalités et la nature des changements sur le temps long entre 100 et 40 ka BP. L'analyse taphonomique préalable des différents ensembles sera essentielle afin d'estimer le degré d'intégrité des assemblages que nous souhaitons comparer.

1. Présentation du site

La serra d'Aire est bordée par un escarpement d'orientation NE-SW qui sépare le massif calcaire de l'Estremadura du bassin Tertiaire du Tage. La rivière Almonda prend sa source dans ce massif calcaire, à une hauteur de ~ 70 m. Avec l'encaissement endokarstique progressif du réseau fluvial, un système de galeries fossiles s'est formé, qui communiquent à travers un labyrinthe de fissures et de passages étroits. Un programme d'exploration spéléo-archéologique initiée à la fin des années 1980 a permis d'identifier une série de dépôts du Paléolithique inférieur et moyen au sein de ce réseau karstique s'ouvrant le long d'une faille et qui fut fouillé de 1992 à 2012 (Zilhão, *et al.* 2013). La *Gruta da Oliveira*, se situe à une altitude de ~ 115 m (**Fig. 1**).

Les dépôts de cette cavité ont déjà fait l'objet de nombreuses publications concernant la stratigraphie (Angelucci et Zilhão, 2009), la chronologie (Hoffmann, *et al.* 2013 ; Richter, *et al.* 2014), les vestiges humains (Trinkaus, *et al.* 2007 ; Willman, *et al.* 2012), des analyses technologiques des niveaux 8 et 9 (Marks, *et al.* 2001), de provenance des sources de matières premières (**Fig 1, 2** ; Matias, 2012 ; Matias, *et al.*, 2016), des analyses archéozoologiques (Zilhão, *et al.* 2010 ; Nabais, 2012) et des études anthracologiques (Badal, *et al.* 2012).

La cavité se divise en plusieurs zones qui communiquent toutes directement entre elles

(Fig 1, 3). Si les niveaux supérieurs ont été fouillés dans l'ensemble de ces zones, la roche-mère est atteinte dans la 27-S Chamber au niveau de la couche 16. Seul le Access Corridor contient les niveaux plus profonds 17 à 27. À la base du dépôt archéologique, le Access Corridor, communique avec une galerie menant à l'intérieur du système où la datation par U/Th d'une stalagmite se développant sur un plancher a donné un terminus *post quem* de 104.4 ± 2.7 ka pour la séquence de Oliveira (Hoffmann *et al.* 2013). En combinant les résultats des datations obtenues par radiocarbone, thermoluminescence (TL) et Uranium/Thorium (U-Th), il a été possible d'identifier que la partie supérieure de la séquence (niveaux 7 à 12) pouvait être attribuée au MIS 3, sa partie moyenne (niveaux 13-14) au MIS 4, et sa partie basale (niveaux 15-27) au MIS 5 (Hoffmann, *et al.* 2013 ; Richter, *et al.* 2014). Le résultat d'une datation TL dans le niveau 14 (77 ± 8 ka) livre un terminus *ante quem* fiable pour la base de la stratigraphie.

Ces travaux contribuent à une redéfinition des ensembles archéologiques par des analyses taphonomiques et spatiales préalables permettant la dissection des palimpsestes.

2. Méthodologie

Ces travaux contribuent à une redéfinition des ensembles archéologiques par des analyses taphonomiques et spatiales préalables permettant la dissection des palimpsestes (Deschamps et Zilhão, 2018). Ce premier degré d'analyse est crucial et permet d'identifier le potentiel et les limites que pourront apporter chaque série étudiée. En fonction des résultats des analyses taphonomiques, une étude techno-économique sera mise en oeuvre.

2.1. Remontages d'intérêt stratigraphique

Les perturbations post-dépositionnelles étant souvent importantes dans les gisements en grotte, une évaluation critique des phénomènes taphonomiques ayant affecté les couches archéologiques analysées doit être effectuée au préalable (Lenoble et Bordes 2001 ; Lenoble 2003). La projection verticale des vestiges coordonnés permettra l'identification de certaines perturbations (Gifford-Gonzalez, *et al.* 1985), de même que l'étude des processus ayant affecté les surfaces des vestiges lithiques est nécessairement

complémentaire (Thiébaud, *et al.* 2010). Enfin, des remontages d'intérêt stratigraphique permettront d'évaluer l'ampleur des perturbations identifiées (Cahen et Moeyersons 1977 ; Bordes 2002).

Les niveaux 15-27 de la Gruta da Oliveira représentent près de 12300 vestiges lithiques au sein desquels l'ensemble des vestiges en quartzite (> 2 cm) a été sélectionné. Cet échantillon représente 3486 vestiges.

L'utilisation du quartzite pour effectuer des remontages reste un choix stratégique rarement adopté. Issus de l'environnement local, les quartzites présentent pourtant des chaînes

opératoires plus susceptibles d'être complètes sur le site.

Des projections spatiales ont ensuite permis de mettre en évidence la distribution des remontages intra et inter-niveaux ainsi que les dynamiques de déplacements des vestiges au sein de la stratigraphie.

Les objectifs de cette analyse sont multiples et se répartissent en plusieurs niveaux :

- En premier lieu, les remontages et leurs projections devaient permettre de différencier les niveaux d'occupations *in situ* de ceux en position secondaire, relevant d'apports par colluvionnement.
- Ces analyses ont également permis d'identifier les zones les mieux préservées au sein de la cavité ; le taux de remontages au sein de chaque ensemble devait également permettre d'estimer leur degré de préservation.
- La quantité et la répartition verticale des remontages a donné la possibilité de définir des groupements de couches cohérents qui permettent d'interpréter les changements dans les industries sur le temps long.

2.2. Analyses techno-économiques

Finalement, une première étude techno-économique de deux ensembles définis sur la base de ces analyses taphonomiques permet d'identifier des différences d'ordre techno-économique à l'intérieur du MIS 5, mettant en lumière la variabilité des comportements humains au sein de ce MIS dans un même territoire.

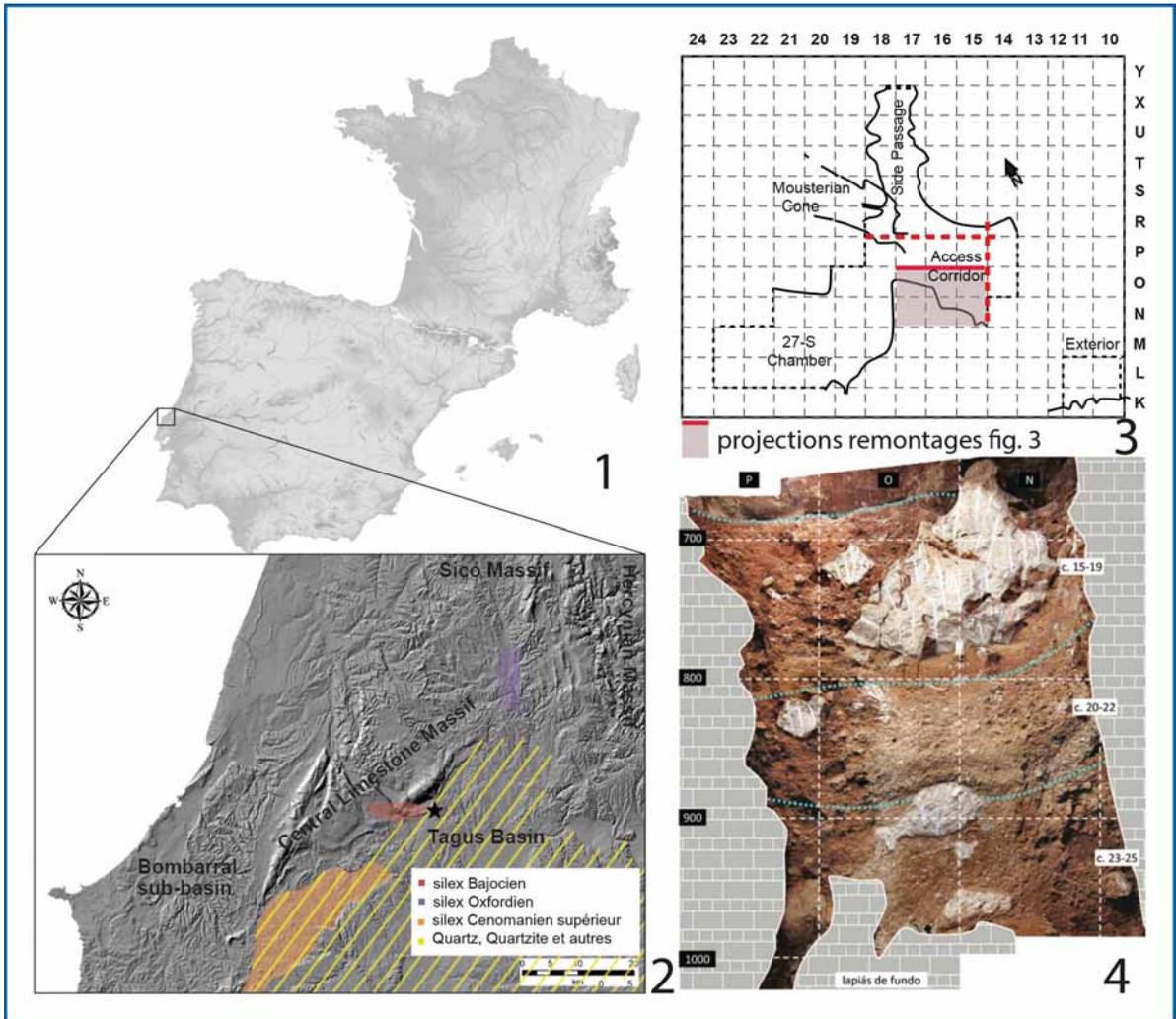


Fig. 1 : Gruta da Oliveira : **1**. Localisation géographique ; **2** : carte de répartition des matières premières (Matias, 2016) ; **3**. Plan de la cavité (Zilhão, *et al.* 2013) ; **4**. Vue de la coupe stratigraphique de référence (Zilhão, *et al.* 2013)

Seulement les éclats > 2 cm ont été pris en considération pour cette analyse, représentant un total de 798 vestiges pour les niveaux 18/19 et 564 pour le niveau 22.

Cette approche se scinde en plusieurs étapes. En premier lieu, l'identification de la provenance des matières premières, permet de définir l'ampleur du territoire sur lequel les groupes humains interagissent entre eux et avec leur environnement (Matias 2012 ; 2016).

Le concept de chaîne opératoire (Tixier 1978) sera ensuite employé afin de définir la forme sous laquelle les matières premières sont introduites au sein du gisement et dans quel objectif.

Le découpage classique des systèmes de production en quatre phases (Geneste 1985) permet d'identifier le degré de fractionnement spatio-temporel des chaînes opératoires et d'intégrer la notion de degré d'anticipation des besoins. De la synthèse de ces résultats et du croisement des données issues de champs d'étude pluri-disciplinaires (taphonomie, pétrologie, technologie, analyses spatiales, archéozoologie et paléo-environnement) la délimitation des territoires, les systèmes de mobilité et en somme les comportements socio-économiques de ces groupes pourront être appréhendés (Delagnes et Rendu 2011).

3. Résultats

3.1. Dynamiques générales des remontages

Initialement, des regroupements stratigraphiques avaient été proposés, basés sur les dynamiques sédimentaires identifiées (Angelucci et Zilhão, 2009 ; Zilhão, et al. 2013). L'analyse de la distribution verticale des remontages permet de valider, ajuster et préciser ces regroupements stratigraphiques (**Fig. 2**) :

- En premier lieu, des remontages longue distance connectent les niveaux de base 26-27 (le *Mousterian Cone* initialement découvert à la base de la séquence, en 1989) avec tous les autres niveaux sus-jacents du gisement. Ce phénomène s'explique par un ensemble de fissures verticales constituant des vides durant le moment de l'accumulation des niveaux 15 à 25. Cela permet d'identifier que le cône ne contient pas un assemblage archéologique cohérent et qu'il est le résultat des processus syn- et post-dépositionnels en jeu au sein de la cavité.
- Dans les niveaux 23-25, les vestiges lithiques sont peu nombreux et indiquent en majorité des remontages avec le niveau 22. Si, du point de vue de la mise en place des dépôts sédimentaires, le groupe 23-25 correspond à une même phase, les dynamiques de remontages indiquent que les vestiges contenus dans ses niveaux résultent de déplacements verticaux depuis la couche 22. Des processus de subsidence sont également documentés dans ces niveaux par la déformation des foyers du niveau 21 sus-jacents (Zilhão, et al. 2013).
- Les remontages des niveaux 21-22 reflètent la première véritable occupation humaine dans le secteur du *Access Corridor*, incluant trois foyers préservés et des remontages intra-niveaux beaucoup plus nombreux.
- Au contraire, le niveau 20 contient une forte proportion de remontages avec les unités stratigraphiques situées au-dessus (niveaux 16-19). Le flou relatif de l'interface entre les niveaux 19 et 20 est au moins en partie lié à l'épisode d'effondrement massif de blocs qui s'est produit à ce stade de la séquence.
- Les niveaux 16-19 correspondent à une autre phase d'effondrement de blocs, suivie d'un colmatage rapide des espaces interstitiels.
- Stratigraphiquement, ces niveaux forment une seule unité dont la composante d'artefact

résulte d'un transport en masse sur une courte distance. Les occupations initiales auraient été localisées à l'extérieur (Angelucci et Zilhão, 2009). Le nombre élevé de remontages intercouche, en particulier entre les niveaux 18 et 19, en fait un paquet inséparable et indique un déplacement dans la pente menant de l'entrée vers l'intérieur de la cavité.

- Le niveau 15 représente le dernier stade du processus de colmatage, lorsque la surface du remplissage est devenue largement horizontale et que les dynamiques de surface sont réduites. Le grand nombre de remontage intra-niveau ainsi que leur dispersion verticale et horizontale limitée nous permettent de définir ce niveau comme une unité d'analyse distincte.

3.2. Identification des zones mieux préservées

Un découpage des projections des remontages a été effectué en différents secteurs de la cavité afin d'identifier quelles étaient les zones qui pouvaient se révéler perturbées alors que d'autres présentaient un meilleur degré de préservation. Certaines zones se sont révélées perturbées en raison notamment de leur proximité de la paroi rocheuse, impliquant des effets de paroi, et de la présence de terriers identifiés lors de la fouille.

Ces analyses ont également permis de mettre en évidence un secteur présentant une bonne préservation des niveaux où les remontages se distribuent majoritairement de manière horizontale ; il s'agit des bandes N et O / 15 à 17 (**Fig. 1, 3**). La projection des remontages dans ce secteur a aussi mis en évidence que la c. 20 présentait de plus importantes perturbations que les couches qui l'encadrent. Pour ce niveau, situé à l'interface de deux ensembles stratigraphiques, il est désormais évident qu'il constitue un point de contact remaniant l'interface des deux ensembles 16-19 et 21-22. En éliminant cette interface, on perçoit que les deux ensembles stratigraphiques ne présentent que de très rares connections et présentent donc un bon degré d'intégrité (**Fig. 3**).

3.3. Analyse techno-économique diachronique

L'analyse préliminaire des niveaux 18/19 et 22 a révélé un certain nombre de différences techno-économiques (**Fig. 4**) :

Les vestiges en silex dominant dans le niveau 22, suivis de ceux en quartz et en quartzite, tandis

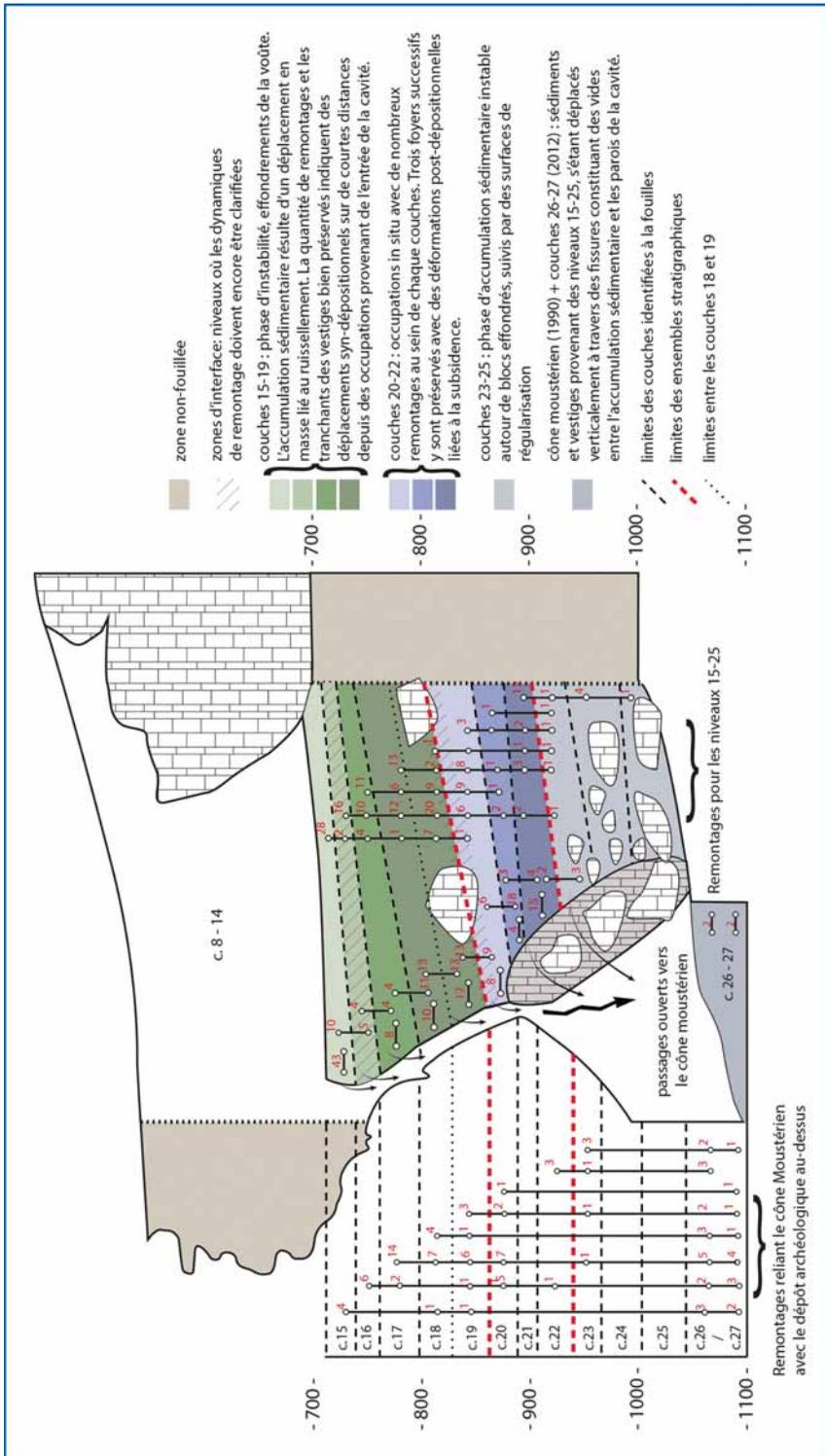


Fig. 2 : Représentation schématique de la stratigraphie et de la distribution des remontages entre les niveaux (Deschamps, *et al.* 2016)

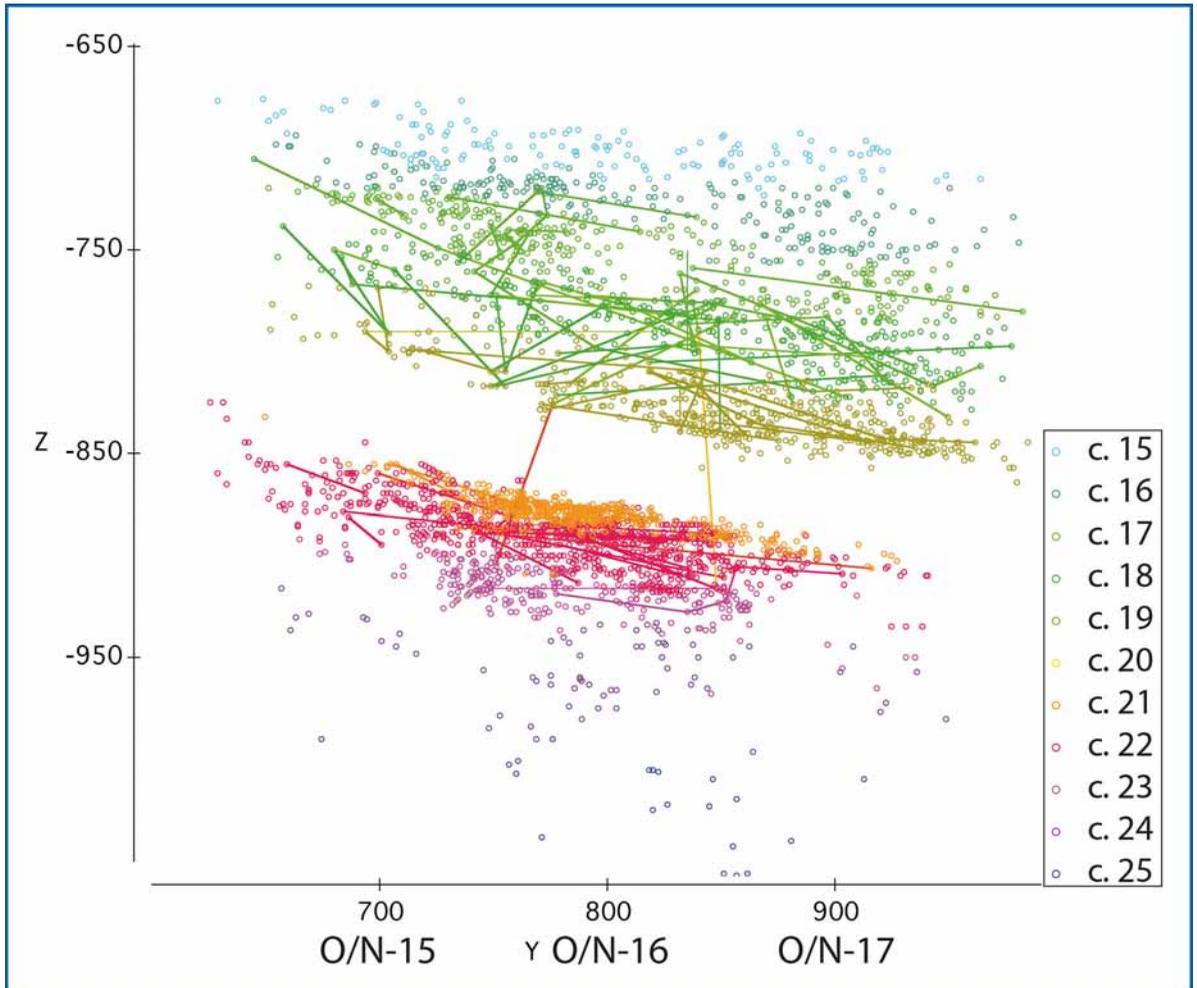


Fig. 3 : projection des remontages dans les deux principaux ensembles stratigraphiques (15-19 et 21-22) après élimination de l'interface (c. 20)

que le quartzite domine en c.18/19. Une analyse pétrographique précise des sources de silex est actuellement en cours (**Fig. 1, 2** ; Matias, 2016). Ces changements dans la sélection des matières premières reflètent des différences dans l'utilisation des ressources régionales.

Des différences technologiques existent également dans les chaînes opératoires en présence. Dans les niveaux 18/19, le silex et le quartzite suivent des séquences de production différentes : Le débitage Levallois préférentiel est dominant sur le silex, tandis que les éclats de quartzite sont produits suivant une méthode Discoïde et seulement très peu d'entre eux sont Levallois.

Dans le niveau 22, au contraire, les mêmes séquences de réduction sont appliquées sur le

silex et le quartzite ; La méthode Levallois est clairement dominante, principalement préférentielle, et secondairement récurrente unipolaire.

Les outils retouchés réalisés sur éclats, rares dans le niveau 22, sont mieux représentés en c.18/19 (8% des vestiges en silex). Les supports sélectionnés pour être retouchés sont des éclats ordinaires ou à dos naturel, jamais des éclats Levallois. Les types d'outils sont principalement des denticulés et des encoches, suivis par des éclats à retouche partielle. Des analyses tracéologiques en cours examinent si les activités réalisées au cours de ces occupations peuvent être identifiées (M. Igreja, en cours).

Un certain nombre de macro-outils en quartzite (hachereaux et bifaces) sont également

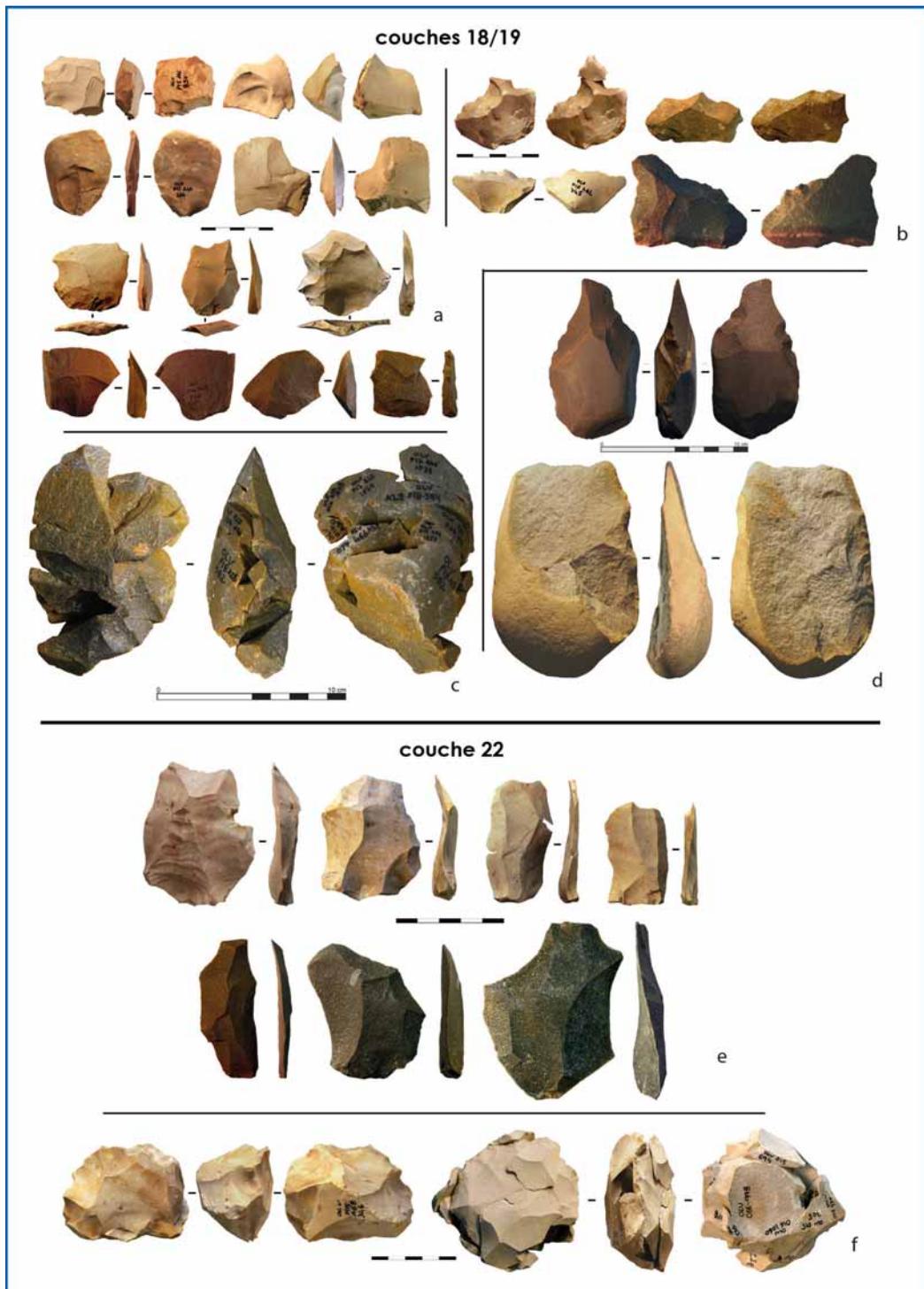


Fig. 4 : Industrie lithique : c. 18/19 : **a.** Nucleus et éclats ; **b.** Outils retouchés sur éclats et remontages d'éclats de ravivage ; **c.** Remontage d'un nucléus Discoïde en quartzite ; **d.** biface et hachereau ; c. 22 : **e.** Éclats Levallois en silex et en quartzite ; **f.** Nucléus Levallois et remontage d'un débitage Levallois.

présents dans les niveaux 18/19, alors qu'ils sont entièrement absents du reste de la séquence. Au sein du Paléolithique moyen du Portugal, ces niveaux sont actuellement les seuls connus en stratigraphie pour contenir ces types d'outils.

Conclusion

Les différences observées dans la séquence de la *Gruta da Oliveira* reflètent des changements dans les modes de vie des groupes néandertaliens qui ont vécu dans la région au cours du MIS 5 (Deschamps, *et al.* 2016). Il s'agit des premières analyses taphonomiques permettant d'atteindre ce degré de précision dans l'évaluation de l'homogénéité des niveaux au sein d'un site en grotte attribué au Paléolithique moyen. Les interprétations socio-économiques qui vont désormais en découler seront ainsi basées sur des données précises où les paramètres biaisant la réalité archéologique et leur impact pourront être pris en considération.

L'ensemble stratigraphique 16/19 contient les premiers exemples de hachereaux et de bifaces au sein du Paléolithique moyen portugais en contexte stratigraphique fiable. Leur absence totale dans les niveaux sous-jacents ne permet pas, pour l'instant, de supporter leur continuité directe depuis l'Acheuléen. Ces macro-outils ne sont, pour le moment, pas documentés dans d'autres industries du Paléolithique moyen du Portugal. Les analyses archéozoologiques et paléo-environnementales (Nabais, 2011, 2012) nous permettront également d'évaluer si ces changements technologiques sont concomitants avec les variations environnementales et climatiques afin d'évaluer la part des facteurs naturels et culturels au sein de la variabilité du Paléolithique moyen.

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour la bourse qui m'a été allouée au titre de l'année 2016, et particulièrement le rapporteur de mon dossier, le Professeur J. Stock qui a évalué favorablement ce projet. Pour les mois passés au Portugal dans le cadre de cette bourse, je remercie également le laboratoire UNIARQ pour son accueil et particulièrement H. Matias pour son aide logistique et scientifique tout au long de mon travail. Enfin, j'adresse ma profonde reconnaissance à J. Zilhão avec qui mes échanges ont été source de réflexion perpétuelle. Je le

remercie aussi pour sa disponibilité et la confiance qu'il m'a témoignée en me permettant de travailler sur les collections issues de ses 20 ans de fouilles à la *Gruta da Oliveira*.

Bibliographie

- Álvarez - Alonso, D., 2014. First Neanderthal settlements in northern Iberia: The Acheulean and the emergence of Mousterian technology in the Cantabrian region, *Quaternary International*, 326-327, p. 288-306.
- Angelucci, D., Zilhão, J., 2009. Stratigraphy and formation processes of the Upper Pleistocene deposit at Gruta da Oliveira, Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal, *Geoarchaeology*, 24, 3, p. 277-310.
- Badal, E., Villaverde, V., Zilhão, J., 2012. Middle Palaeolithic wood charcoal from three sites in south and west Iberia: biogeographic implications, in Badal, E., Carrion, Y., Macías, M., Ntinou, M. (Eds.), *Saguntum. Wood and charcoal, evidence for human and natural History*, Universitat de Valencia, Valencia, Extra - 13, p. 13-24.
- Binford, L., Binford, S., 1966. A preliminary analysis of functional variability in the Mousterian of Levallois facies, *American Anthropologist*, vol. 68, 2, p. 238-295.
- Bordes, F., 1953. Essai de classification des industries "moustériennes", *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, t. L, n° 7-8, p. 457-466.
- Cahen, D., Keeley, L.H., Van Noten, F.L., Behm, J.A., Busby, C.I., Dunnell, R.C., Hayden, B., Johnson, L.L., Katz, P., Mohapatra, G., 1979. Stone tools, toolkits, and human behavior in prehistory [and comments and reply], *Current Anthropology*, p. 661-683.
- Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M.D., Lozano-Francisco, M.C., Vera-Peláez, J.L., Finlayson, C., Rodríguez-Vidal, J., Delgado-Huertas, A., Jiménez-Espejo, F.J., Martínez-Ruiz, F., Martínez-Aguirre, M.A., Pascual-Granged, A.J., Bergadá-Zapata, M.M., Gibaja-Bao, J.F., Riquelme-Cantal, J.A., López-Sáez, J.A., Rodrigo-Gámiz, M., Sakai, S., Sugisaki, S., Finlayson, G., Fa, D.A., Bicho, N.F., 2011. Earliest Known Use of Marine Resources by Neanderthals, *PLOS ONE*, 6, 9, p. e24026.
- Bordes, J.-G., 2002. *Les interstratifications Châtelperronien / Aurignacien du Roc-de-Combe et du Piage (Lot, France). Analyse taphonomique des*

industries lithiques ; implications archéologiques, Université de Bordeaux 1, Thèse de doctorat, 365 p.

- Daura, J., Sanz, M., Arsuaga, J.L., Hoffmann, D.L., Quam, R.M., Ortega, M.C., Santos, E., Gómez, S., Rubio, A., Villaescusa, L., Souto, P., Mauricio, J., Rodrigues, F., Ferreira, A., Godinho, P., Trinkaus, E., Zilhão, J., 2017. New Middle Pleistocene hominin cranium from Gruta da Aroeira (Portugal), *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 13, p. 3397-3402.

- Deschamps, M., Matias, H., Zilhão, J., 2016. Patterns of long-term change in Middle Paleolithic stone tool technology at Gruta da Oliveira (Almonda karst system, Torres Novas, Portugal), *6th annual meeting of European Society for the study of Human Evolution*, Alcalá de Henares, Poster session, 14-17 September 2016.

- Deschamps, M., Zilhão, J., 2018. Assessing site formation and assemblage integrity through stone tool refitting at Gruta da Oliveira (Almonda karst system, Torres Novas, Portugal): A Middle Paleolithic case study. *PLoS ONE*, 13, 2, e0192423.

- Gamble, C.S., 1993. Exchange, foraging and local hominid networks, in Scarre, C., Healy, F. (Eds.), *Trade and Exchange in Prehistoric Europe: Proceedings of a Conference held at the University of Birmingham, April 1992*, Oxbow Books in association with the Prehistoric Society and the Société préhistorique française, Oxford, p. 35-44.

- Gifford-Gonzalez, D., Damrosch, D.-B., Damrosch, D.-R., Pryor, J., Thunen, R.-L., 1985. The third dimension in site structure: an experiment in trampling and vertical dispersal, *American Antiquity*, 50, p. 803-818.

- Hoffmann, D., Pike, A., Wainer, K., Zilhão, J., 2013. New U-series results for the speleogenesis and the Palaeolithic archaeology of the Almonda karstic system (Torres Novas, Portugal), *Quaternary International*, 294, p. 168-182.

- Jaubert, J., Verheyden, S., Genty, D., Soulier, M., Cheng, H., Blamart, D., Burlet, C., Camus, H., Delaby, S., Deldicque, D., Edwards, R.L., Ferrier, C., Lacrampe-Cuyaubère, F., Lévêque, F., Maksud, F., Mora, P., Muth, X., Régner, É., Rouzaud, J.-N., Santos, F., 2016. Early Neanderthal constructions deep in Bruniquel Cave in southwestern France, *Nature*, 534, 7605, p. 111-114.

- Lenoble, A., 2003. *Le rôle du ruissellement dans la formation des sites préhistoriques : approche expérimentale*, Université de Bordeaux1, Thèse de doctorat, 306 p.

- Lenoble, A., Bordes, J.-G., 2001. Une expérience de piétinement et de résidualisation par ruissellement, in Bourguignon, L., Ortega, I., Frère-Sautot, M.-C. (Eds.), *Préhistoire et approche expérimentale*, Éd. M. Mergoïl, Montagnac, p. 295-311.

- Matias, H., 2012. *O Aproveitamento de matérias-primas líticas na gruta da Oliveira (Torres Novas)*, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Mestrado em Geoarqueologia, 135 p.

- Matias, H., 2016. Raw material sourcing in the Middle Paleolithic site of Gruta da Oliveira (Central Limestone Massif, Estremadura, Portugal), *Journal of Lithic Studies* 3, 2, p. 20.

- Marks, A., Monigal, K., Zilhão, J., 2001. The lithic assemblages of the late Mousterian at Gruta da Oliveira, Almonda, Portugal, in Zilhão, J., Aubry, T., F., Carvalho A. (Eds.), *Les premiers hommes modernes de la Péninsule Ibérique, Actes du colloque de la commission VIII de l'UISPP*, Vila Nova de Foz Côa, octobre 1998, Trabalhos de Arqueologia, 17, p. 145-154.

- Matias, H., 2012. *O Aproveitamento de matérias-primas líticas na gruta da Oliveira (Torres Novas)*, facultade de ciências, universidade de Lisboa, Mestrado em geoarqueologia, 135 p.

- Matias, H., 2016. Raw material sourcing in the Middle Paleolithic site of Gruta da Oliveira (Central Limestone Massif, Estremadura, Portugal), *Journal of Lithic Studies* 3, 2, p. 20.

- Mellars, P., 1969. The chronology of Mousterian industries in the Périgord region of southwest France, *Proceeding of the Prehistoric Society*, 35, p. 134-171.

- Mussini C., Maureille B., 2013. La gestion des morts au Paléolithique moyen : réflexions sur le comportement des Néandertaliens, in Jaubert J., Fourment N., P., Depaepe (Eds.), *Book La gestion des morts au Paléolithique moyen : réflexions sur le comportement des Néandertaliens*, Société Préhistorique Française, Bordeaux les Eyzies 31 Mai - 5 Juin 2010., p. 133-141.

- Nabais, M., 2011. The Neanderthal occupation of Gruta da Oliveira (Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal). Analysis of the burnt bones, in Maleno, P., Lobato, C., Lletjós, N.,

Álvarez, D., García, I., Martín, F., Rubio, S., Aguilera, B., Martínez, L., De la Peña, P., Lorente, M., Martín, J. (Eds.), *Actas de las II Jornadas de Jóvenes en Investigación Arqueológica*, Madrid, 6 - 8 may 2009, Libros Pórtico, 1, p. 381-385.

- Rendu, W., Beauval, C., Crevecoeur, I., Bayle, P., Balzeau, A., Bismuth, T., Bourguignon, L., Delfour, G., Faivre, J.-P., Lacrampe-Cuyaubère, F., Tavormina, C., Todisco, D., Turq, A., Maureille, B., 2014. Evidence supporting an intentional Neandertal burial at La Chapelle-aux-Saints, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 1, p. 81-86.

- Richter, D., Angelucci, D., Dias, M., Prudêncio, M., Gouveia, M., Cardoso, G., Burbidge, C., Zilhão, J., 2014. Heated flint TL-dating for Gruta da Oliveira (Portugal): dosimetric challenges and comparison of chronometric data, *Journal of Archaeological Science*, 41, p. 705-715.

- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent Evidence of Eagle Talons Used by Late Neanderthals in Europe: A Further Assessment on Symbolism, *PLOS ONE*, 9, 7, p. e101278.

- Thiébaud, C., Costamagno, S., Coumont, M.-P., Mourre, V., Provenzano, N., Théry-Parisot, I., 2010. Approche expérimentale des conséquences du piétinement des grands herbivores sur les vestiges lithiques et osseux, in Thiébaud, C., Coumont, M.-P., Averbouh, A. (Eds.), *Mise en commun des approches en taphonomie, actes du workshop n°16 - XV^e congrès international de l'UISPP*, Lisbonne, Paléo - supplément, 3, p. 109-130.

- Thiébaud, C., Claud, E., Deschamps, M., Discamps, E., Soulier, M.-C., Mussini, C., Costamagno, S., Rendu, W., Brenet, M., Colonge, D., Coudenneau, A., Gerbe, M., Guibert, P., Jaubert, J., Laroulandie, V., Maureille, B., Mourre, V., Santos, F., 2014. Diversité des productions lithiques du Paléolithique moyen récent (OIS 4-OIS 3) : enquête sur le rôle des facteurs environnementaux, fonctionnels et culturels, in Thiébaud, C., Claud, E., Costamagno, S. (Eds.), *XXVII^e congrès préhistorique de France, session E, Exploitation des ressources organiques à la fin du Paléolithique moyen et au début du Paléolithique supérieur : interactions entre environnement et com-*

portements techniques, Bordeaux - Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010, p. 281-298.

- Tixier, J., 1978, rééd. 2012. *Méthode pour l'étude des outillages lithiques*, Centre National de Recherche Archéologique du Luxembourg.

- Trinkaus, E., Maki, J., Zilhão, J., 2007. Middle Paleolithic Human Remains from the Gruta da Oliveira (Torres Novas), Portugal, *American Journal of Physical Anthropology*, 134, p. 263-273.

- Willman, J., Maki, J., Bayle, P., Trinkaus, E., Zilhão, J., 2012. Middle Paleolithic Human Remains from the Gruta da Oliveira (Torres Novas), Portugal, *American Journal of Physical Anthropology*, 149, 1, p. 39-51.

- Zilhão, J., Angelucci, D., Argant, J., Brugal, J.-P., Carrion, J., Carvalho, R., Fuentes, N., Nabais, M., 2010. Humans and hyenas in the Middle Palaeolithic of Gruta da Oliveira (Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal), in Baquedano, E., Rosell, J. (Eds.), *1a Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*, Madrid, 21-24 January 2009, Zona arqueológica, p. 299-308.

- Zilhão, J., Angelucci, D.E., Badal-García, E., d'Errico, F., Daniel, F., Dayet, L., Douka, K., Higham, T.F.G., Martínez-Sánchez, M.J., Montes-Bernárdez, R., Murcia-Mascarós, S., Pérez-Sirvent, C., Roldán-García, C., Vanhaeren, M., Villaverde, V., Wood, R., Zapata, J., 2010. Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neanderthals, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 3, p. 1023-1028.

- Zilhão, J., 2012. Personal Ornaments and Symbolism Among the Neanderthals, *Developments in Quaternary Science*, 16, p. 35-49.

- Zilhão, J., Angelucci, D., Aubry, T., Badal, E., Brugal, J.-P., Carvalho, R., Gameiro, C., Hoffmann, D., Matias, H., Mauricio, J., Nabais, M., Pike, A., Povoas, L., Richter, D., Souto, P., Trinkaus, E., Wainer, K., Willman, J., 2013. A Gruta da Oliveira (Torres Novas) : uma jazida de referência para o Paleolítico Médio da península ibérica, in Arnaud, J., Martins, A., Neves, C. (Eds.), *Arqueologia em Portugal 150 anos*, Associação dos Arqueólogos Portugueses, Lisbonne, p. 259-268.

Introduction

The diachronic changes in the composition of the lithic assemblages provide the possibility of evaluating the socio-economic organization of the human groups within a territory. The significant geographical and temporal variability of Middle Paleolithic industries remains difficult to interpret, particularly because of the small number of sites with long stratigraphic sequences that can be placed in a reliable chronological framework. In addition, these changes remain unevenly documented in different regions. The mechanisms that drove these changes also remain a historically highly debated issue where cultural, economic and chronological theories have clashed (Bordes, 1953, Binford, 1966, Mellars 1969). Today we think that the causes of change in Middle Paleolithic industries are probably the result of multiple environmental, economic and cultural factors (Thiébaud, et al., 2014).

The issue of behavioral modernity among Neanderthals is another highly debated subject. Indicators of modernity, both technical and symbolic, multiplied among Neanderthals before the arrival of Anatomically Modern Humans (AMH) in Europe (e.g. Zilhão et al., 2010, Cortez-Sanchez et al., 2011, Zilhão 2012, Rendu et al. 2013; Musini and Maureille 2013; Romandini et al., 2014; Jaubert, et al. 2016) and these behaviors could have their roots in the Middle Palaeolithic as early as MIS 5. The territoriality of the groups could also have become more complex from that moment (Gamble, 1993). Regionalization in the variability of the lithic industries that is mainly visible at MIS 3 (Deschamps, 2014, 2017) could have resulted from territorial processes in place as of MIS 5 or could be a break with earlier phases. Thus, it is possible that behavioral complexification could have occurred between MIS 5 and 3 or that all the characteristics identified in the MIS 3 industries were in place as of MIS 5.

In order to test the presence of breaks or continuities in the socio-economic behaviors during the MIS 5-3 phase, it is necessary to question stratigraphic sequences that present long term successions of occupations associated with a reliable chrono-stratigraphic framework. In Portugal, sites that meet these conditions are particularly rare. As such, the nine-meter-thick archaeological sequence, attributed entirely to

the Middle Paleolithic, at *Gruta da Oliveira* represents an exceptional opportunity.

This study attempts to characterize the variations in the lithic industries of the *Gruta da Oliveira* levels in order to identify the modalities and the nature of long term changes between 100 and 40 ka BP. The prior taphonomic analysis of the different sets will be essential in order to estimate the degree of integrity of the assemblages that we wish to compare.

2. Site presentation

Gruta da Oliveira is part of the Almonda karst system, which features a number of cave collapse-cluttered entrances along the cliff face, part of the NE-SW fault escarpment that separates Estremadura's Central Limestone Massif from the Tertiary basin of the Tagus, rising above the spring of River Almonda. Due to the tectonically-induced rising of the massif relative to the basin, the underground sections of the Almonda underwent a process of downward migration in the karst network, leaving behind an interconnected, labyrinthine system of passages leading to fossil springs at a higher elevation. A program of systematic speleo-archeological survey of the system initiated in the late 1980s has since discovered several localities with Paleolithic remains, a few of which have been re-opened and excavated. *Gruta da Oliveira*, whose entrance lies at an elevation of ca. 115 m, was the first such collapsed cave fill deposit to be found – in 1989 – and excavated – over some 20 field seasons ending in 2012 (Zilhão, et al. 2013).

The *Gruta da Oliveira* deposit has already been the subject of numerous publications concerning the stratigraphy (Angelucci and Zilhao, 2009), chronology (Hoffmann, et al. 2013; Richter, et al. 2014), human remains (Trinkaus, et al. 2007; Willman, et al. 2012), technological analyses of levels 8 and 9 (Marks, et al. 2001), raw material sourcing in layer 14 (Fig 1, Matias, 2012, Matias, et al. 2016), archaeozoological analyses (Zilhao et al. 2010, Nabais, 2012) and anthracological studies (Badal, et al. 2012).

The cave is divided into several interconnected areas (fig. 1, 3). The upper levels were excavated in all of these areas; in Chamber 27-S, bedrock was reached under layer 16. Deeper levels (17 to 27) are only present in the *Access Corridor*. At the

base of the archaeological deposit, the Access Corridor communicates with a gallery leading to the interior of the system where the Uranium/Thorium (U-Th) date of a stalagmite developing on a floor provides a *terminus post quem* of 104.4 ± 2.7 ka for the Gruta da Oliveira sequence (Hoffmann *et al.* 2013).

Taken together, the chronometric dating results using radiocarbon (C14), thermoluminescence (TL) and Uranium/Thorium (U-Th) methods clearly place the upper part of the sequence (layers 7-12) in MIS 3. Layers 13-14 date to MIS 4, and the basal part (layers 15-27) to late MIS 5 (even though early MIS 4 cannot be excluded) (Hoffmann, *et al.* 2013; Richter, *et al.* 2014). The TL results for layer 14 (77 ± 8 ka) provide a reliable *terminus ante quem* for basal layers 15-27.

3. Methods

This work contributes to the necessary critique of archaeo-stratigraphic provenances via taphonomic and spatial analyses targeting the dissection of the fieldpalimpsests (Deschamps and Zilhão, 2018). This first degree of analysis is crucial and makes it possible to identify the potential and the limits that each studied series can contribute. Depending on the results of the taphonomic analyses, a techno-economic study will be implemented.

3.1. Refits of stratigraphic interest

Post-depositional processes have been shown to considerably affect archaeological assemblages particularly in cave and rock shelter contexts. Therefore, here, the typotechnological integrity of each lithic assemblage was first assessed using a detailed taphonomic analysis (Lenoble and Bordes, 2001; Lenoble, 2003). Vertical projections of piece-plotted artefacts (Gifford-Gonzalez *et al.*, 1985) combined with a consideration of lithic surface alterations (Thiébaud *et al.*, 2010) and an inter- and intra-layer refitting program allows the type and degree of post-depositional disturbance to be evaluated (Cahen and Moeyersons, 1977; Bordes, 2002).

Levels 15-27 of the *Gruta da Oliveira* represent nearly 12,300 lithic remains in which we selected all remains in quartzite (> 2 cm). This sample contains 3486 artefacts. As quartzite was obtained locally, *chaînes opératoires* on quartzite are more likely to be complete.

Spatial projections then made it possible to highlight the distribution of intra- and inter-level refits and the dynamics of displacement of artefacts within the stratigraphy.

The objectives of this analysis are multiple and can be divided into several levels:

- Firstly, refits and their projections were intended to distinguish levels of occupation *in situ* from those in secondary position, resulting from colluvium inputs.

- These analyses also made it possible to identify the best preserved areas within the cave; the rate of refits within each set should also allow to estimate their degree of preservation.

- The quantity and the vertical distribution of the refits has given the possibility of defining coherent groupings of layers which make it possible to interpret changes in the industries over time.

3.2. Techno-economic analysis

A first techno-economic study of two sets defined on the basis of the previous taphonomic analyses led to the identification of techno-economic differences within MIS 5, highlighting the variability of human behaviors within one time period in the same territory.

For this study, only flakes > 2 cm were considered, representing a total of 798 artefacts for levels 18/19 and 564 for level 22.

This approach is divided into several stages. First of all, the identification of the source of raw materials help to

define the extent of the territory on which human groups interact with each other and with their environment (Matias 2012, 2016).

Lithic techno-economy is based on the *chaîne opératoire* concept (Tixier, 1978), which traces a technical process from raw material acquisition

This work contributes to the necessary critique of archaeo-stratigraphic provenances via taphonomic and spatial analyses targeting the dissection of the field palimpsests

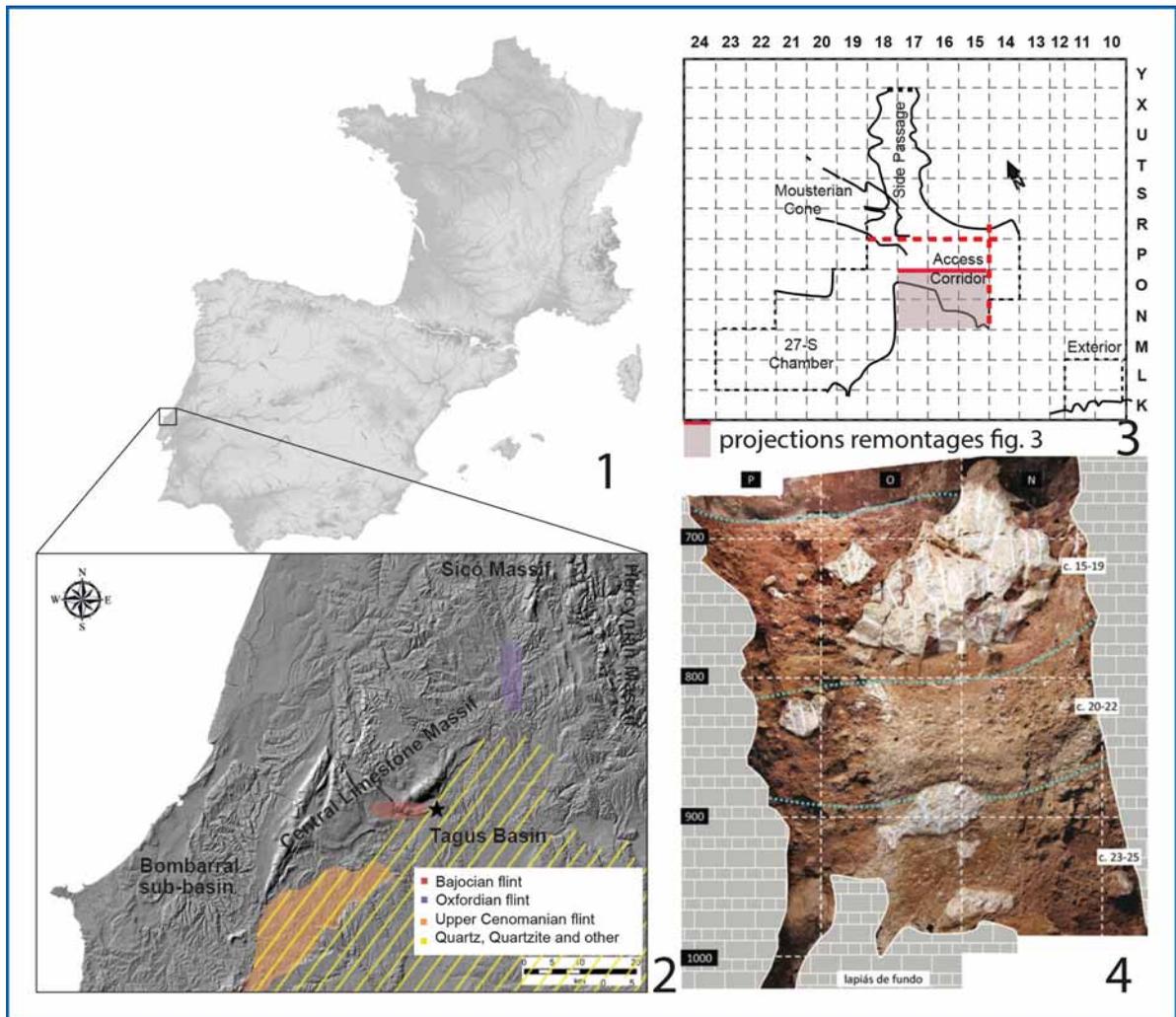


Fig. 1: *Gruta da Oliveira*: **1.** Geographical location; **2.** map of raw-material sources (after Matias, 2016); **3.** Plan and excavation grid (Zilhão, *et al.* 2013); **4.** Reference stratigraphic profile (Zilhão, *et al.* 2013).

to artefact discard. A four-phase conceptualisation of lithic production systems (Geneste, 1985) reveals both the degree of spatiotemporal fragmentation of the *chaîne opératoire* and the anticipation of needs.

Through a synthesis of these results and the crossing of data from multi-disciplinary fields of study (taphonomy, petrology, technology, spatial analysis, archaeozoology and palaeo- environment), the delimitation of territories, mobility systems, and the socio-economic behaviors of groups can be understood (Delagnes and Rendu 2011).

4. Results

4.1. General dynamics of refits

Stratigraphic groupings were proposed based on the sedimentary dynamics identified (Angelucci and Zilhão, 2009, Zilhão, *et al.* 2013). Analysis of the vertical distribution of refits contributed to the following interpretation and groupings of layers:

- For Levels 26-27, long-distance refitting connects these basal levels with all other levels of the sequence. This phenomenon is explained by sets of vertical faults, which remained partially empty throughout the accumulation of the sedi-

ments that constitute the 15-25 layers in the cave. This makes it possible to see that the finds coming from the «Mousterian Cone» deposit at the base of the sequence do not constitute a coherent archaeological assemblage; they result from syn- and post-depositional disturbance processes.

- In Levels 23-25, lithic artefacts are few and refits primarily demonstrate links with Level 22, while the absence of intra-level refitting indicates that the remains in these levels (23-25) are probably the result of downward displacement from Level 22, with objects falling between blocks to deposits below. Evidence for subsidence was also observed for the hearths in Level 22 (Zilhão, et al. 2013). However, concerning the dynamic of deposit, the set 23-25 can be considered as a distinct phase.

- Levels 21-22 are the first anthropogenic occupation layers within the corridor and include three preserved hearths. Intra-level refits are more numerous in these levels than in those below.

- Refits from Level 20 present a more challenging pattern. Level 20 contains a higher proportion of refits with the stratigraphic units above, and probably constitutes an area of interface between two stratigraphic units. An episode of block-collapse at the interface between Levels 19-20 makes it difficult to establish clear separation of these levels.

- Levels 19-16 present another set of sedimentary dynamics that indicate a new phase of instability marked by huge roof falls. Stratigraphic observations are consistent with the interpretation that these levels are the result of mass transport over a short distance. Occupations took place initially in the exterior of the cave (Angelucci et Zilhão, 2009). The high rate of occurrence of inter-layer refits within these levels, especially between Levels 18 and 19, led us to group them together. Refit patterns show a slope from the entrance to the bottom of the cavity.

- The level 15 is the last stage of the colmatage process, when the surface became more largely sub-horizontal and deposition dynamics were reduced. The large number of refits within this level and their limited vertical and horizontal dispersion allows us to define this level as distinct for the purposes of our analyses.

4.2. Identification of well-preserved areas

Projections of the refitted items were made for different sectors of the cave in order to identify spatial variation in the degree of preservation. Some areas are disturbed due to wall effects and the presence of burrows identified during excavation.

These analyses have also made it possible to highlight a sector with good preservation of the levels where refits are mainly distributed horizontally: grid units N-O / 15-17 (**Fig. 1, 3**). The projection of refits in this sector has also highlighted that Level 20 shows greater disturbances than the layers that surround it. This unit is located at the interface between two stratigraphic ensembles, so that finds derived from 16-19 and 21-22 coexist here is not unexpected. If we eliminate this interface level, the two ensembles, 16-19 and 21-22, have only very few connections and therefore a good degree of integrity (**Fig. 3**).

4.3. Diachronic techno-economic analysis

Preliminary analysis of Levels 18/19 and Level 22 have revealed changes in the technological composition of these occupation layers (**Fig. 4**):

Flint artefacts constitute the majority in Level 22, followed by quartz and quartzite, while quartzite dominates in Levels 18/19. Petrographic analysis of flint sources, provenience, and proportions in the archaeological levels are currently in progress (Matias, 2012; 2016). The proportions of raw materials show differences in the use of regional resources.

Technological differences are noticeable between the *chaînes opératoires* of Levels 18/19 and those used in Level 22. In Levels 18/19, flint and quartzite follow different reduction sequences. Preferential Levallois *débitage* is dominant on flint, while flakes produced via the Discoid method are most common on quartzite. The percentage of quartzite Levallois flakes is very low. In Level 22, the same reduction sequences are followed for flint and quartzite. The Levallois method is clearly dominant, mostly preferential, and rarely recurrent unipolar.

Retouched tools on flakes are rare in Level 22. They are better represented in Levels 18/19. The blanks selected for retouch are ordinary or naturally-backed flakes, never Levallois flakes. The tool-types are mostly denticulates and notches, followed by flakes with partial retouch.

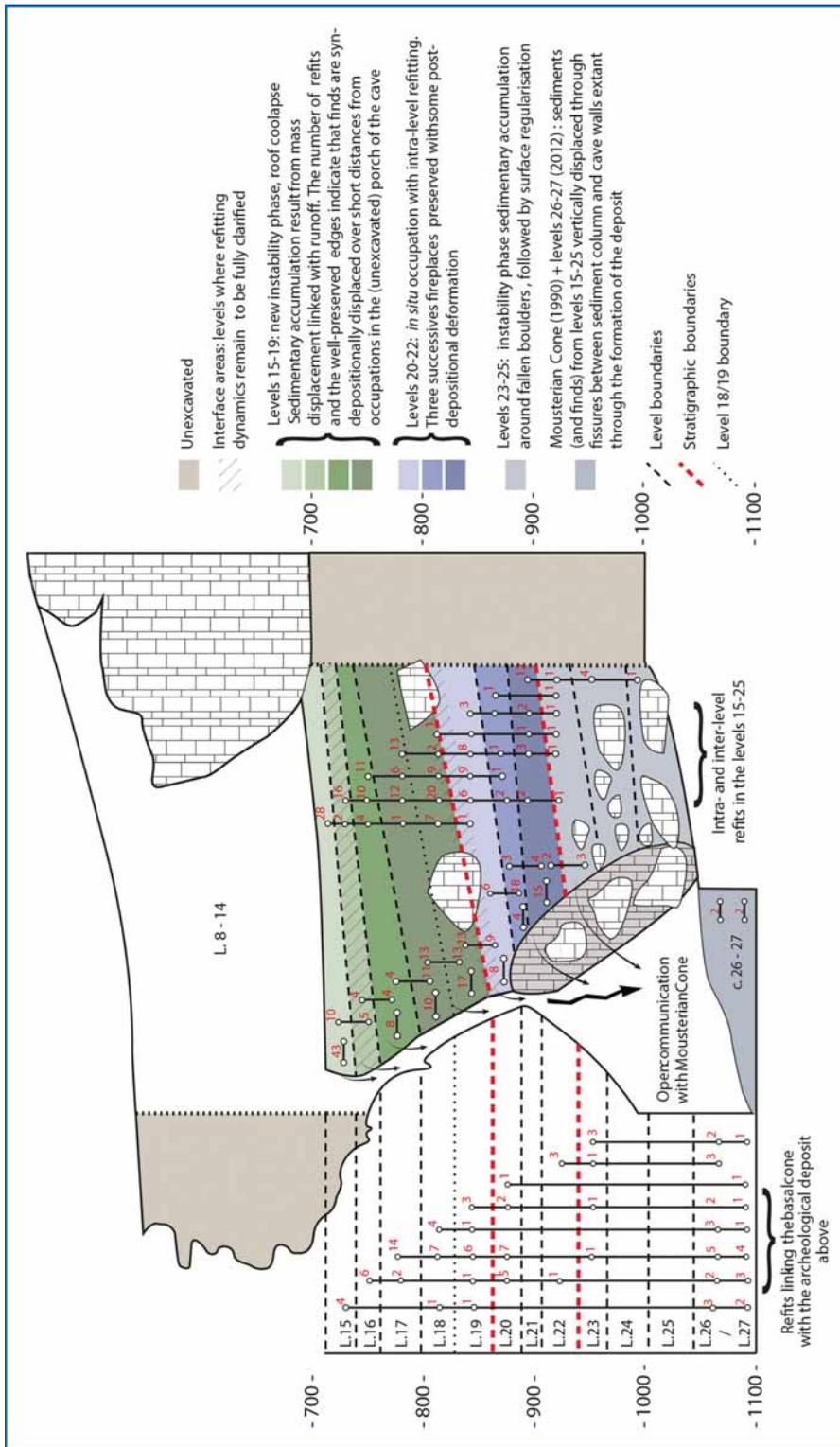


Fig. 2: schematic representation of the stratigraphy and distribution of inter-layer refits (after Deschamps, *et al.* 2016)

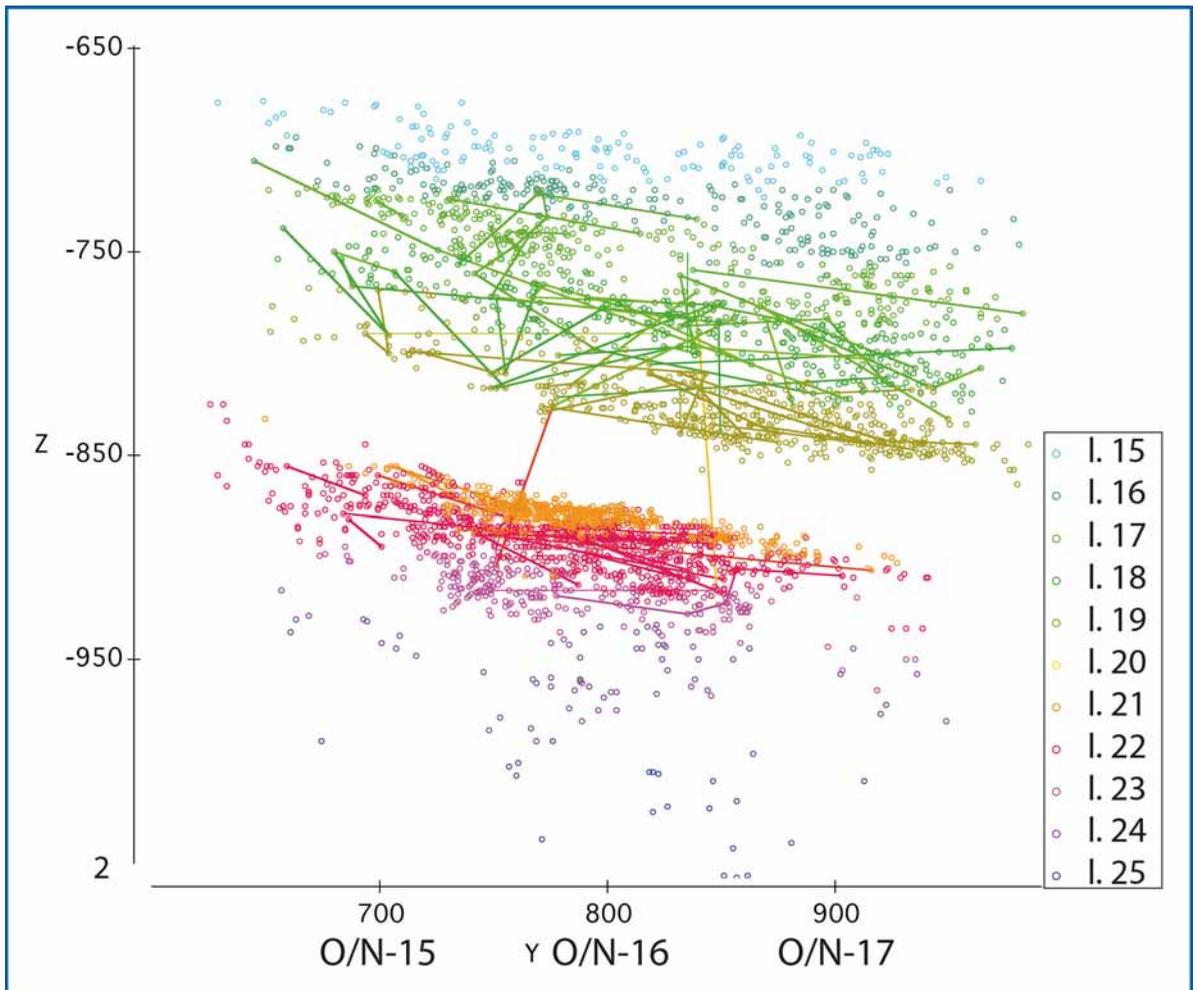


Fig. 3: projection of refit connections in the two main stratigraphic ensembles (15-19 et 21-22) once layer 20 is excluded.

A few macro-tools in quartzite (flake-cleavers and bifaces) are also present in Levels 18/19 while they are absent from the underlying and overlying levels. These levels are the only ones currently known in the Portuguese Middle Palaeolithic to contain these tool-types.

Conclusion

The data reflect changes in the techno-economic choices of the Neanderthal groups who lived at *Gruta da Oliveira* during MIS 5 (Deschamps, *et al.* 2016). The taphonomic analysis allowed for an in-depth and precise evaluation of stratigraphy in a Middle Paleolithic cave site.

The socio-economic interpretations are first based on an assessment of post-depositional

biases and their impact on the archaeological record.

The Levels 16/19 stratigraphic ensemble contains the only examples of flake-cleavers and bifaces known in the Portuguese Middle Palaeolithic. Their total absence in the underlying levels could indicate that they are not in direct continuity with the regional Acheulian industries. These tools are, for now, not documented in other Portuguese Middle Palaeolithic sites.

Zooarchaeological and palaeoenvironmental analyses (Nabais, 2011, 2012) will determine if these technological changes are concomitant with environmental and climatic variations in order to evaluate the impact of natural

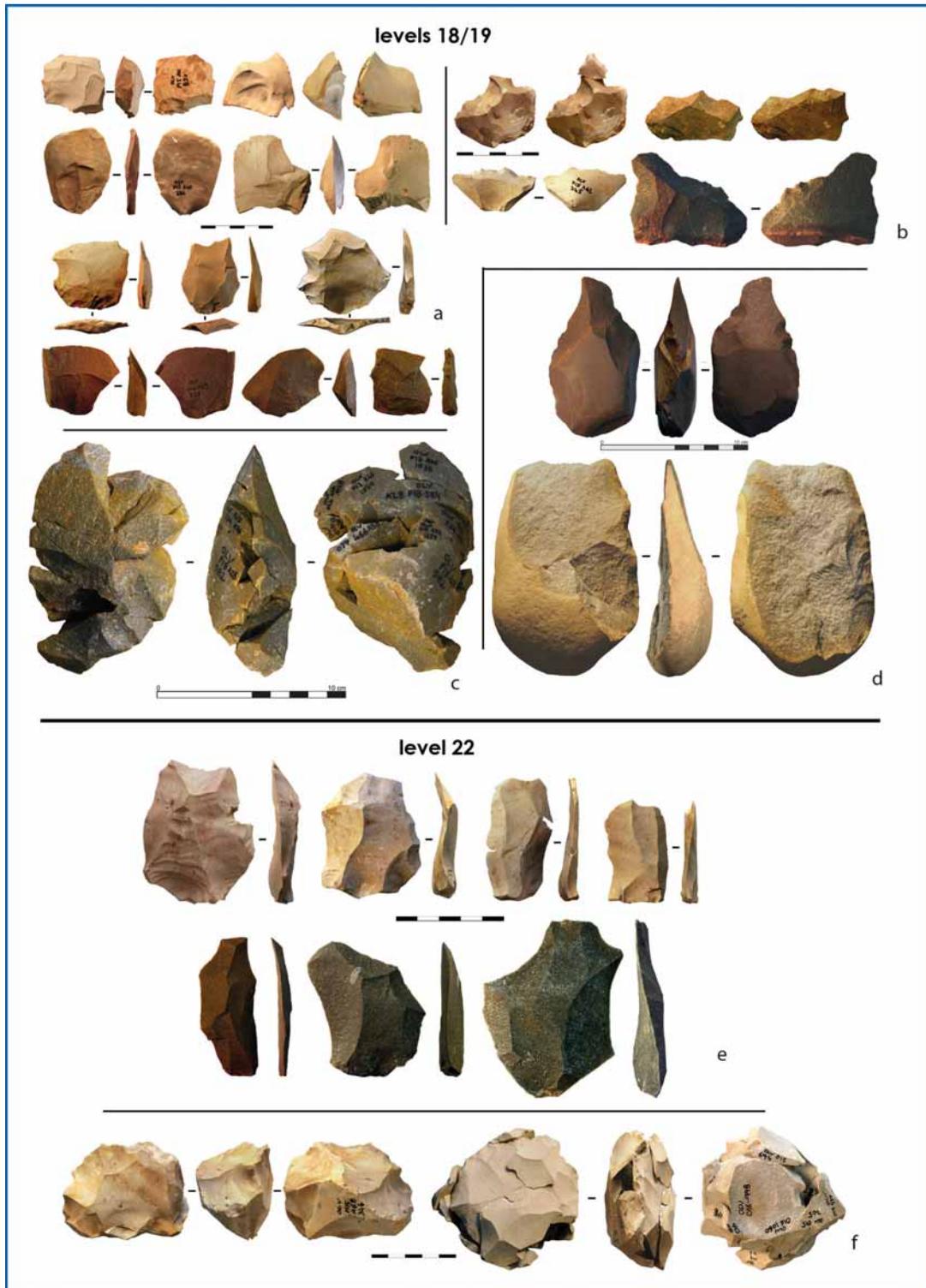


Fig. 4: stone tools: l. 18/19: **a.** cores and flakes; **b.** retouched tools on flakes and refitted resharpening flakes; **c.** refitted Discoid debitage (quartzite); **d.** biface and flake cleaver; c. 22: **e.** flint and quartzite Levallois flakes; **f.** Levallois core and refitted Levallois reduction sequence.

and cultural factors on the variability of the regional Middle Paleolithic.

Acknowledgments

First, I would like to thank the Fyssen Foundation for the Post-doctoral fellowship I obtained for the year 2016 and particularly the evaluator of my work, Professor J. Stock. For the months

spent in Portugal, I would like to thank my host laboratory, UNIARQ for the warm welcome from their members and particularly H. Matias for his logistic and scientific help. Finally, I'm particularly grateful to J. Zilhão for the discussions and reflexions we had. I'm also grateful for his availability and the confidence he gave me to conduct this work on lithic collections from his 20 year-long excavation of *Gruta da Oliveira*.

Quel ancêtre pour *Homo sapiens* ? Modélisation phylogénétique du morphotype de la population ancestrale des hommes modernes

Aurélien MOUNIER

Chargé de Recherche – UMR 7194 HNHP, CNRS-UPVD-MNHN, Musée de l'Homme, Paris, France
LCHES, Department of Archaeology and Anthropology, University of Cambridge, United Kingdom

Résumé

Après des décennies de recherche sur l'origine d'*Homo sapiens*, de nombreuses questions restent sans réponse. La variation morphologique des fossiles africains de la fin du Pléistocène moyen (FMP) est peu comprise, expliquant l'absence d'un consensus sur la définition des premiers Hommes modernes. Cette étude modélise phylogénétiquement l'évolution du genre *Homo* pour calculer la morphologie du dernier ancêtre commun virtuel (DACv) d'*H. sapiens*. Nous utilisons des outils statistiques : maximum de vraisemblance et morphométrie géométrique 3D, afin de reconstituer en 3D la morphologie possible de cet ancêtre. Ce DACv, est ensuite comparé aux fossiles africains de la fin du Pléistocène moyen (KNM-ES 11693, Florisbad, Irhoud 1, Omo II, et LH18) qui pourraient représenter la population ancestrale à l'origine des Hommes modernes. Nos résultats montrent que la morphologie du DACv est la plus proche de KNM-ES 11693 et Florisbad. Ils soulignent aussi l'hétérogénéité morphologique de ces fossiles africains, dont certains présentent des similitudes fortes avec les Néandertaliens et les premiers *Homo*. Une telle diversité peut s'expliquer par une transition évolutive complexe vers l'*H. sapiens*, représentée par un enregistrement fossile à la morphologie 'mosaïque' et à la chronologie mouvante.

Mots-clés

Homo sapiens, DAC, fin du Pléistocène moyen africain, modélisation phylogénétique

What ancestors for *Homo sapiens* ? Phylogenetic modelling of the ancestral populations of modern humans

Abstract

The origin of *Homo sapiens* is a major focus in palaeoanthropology; yet, many unanswered questions remain. The morphological variation of Late Middle Pleistocene (LMP) African hominins is largely unknown, thus precluding a proper definition of early modern humans. This study models phylogenetically the evolutionary history of the genus *Homo* in order to compute the possible morphology of a virtual last common ancestor (vLCA) to *H. sapiens*. We use statistical tools, maximum likelihood and 3D geometric morphometrics, to predict in 3D the possible morphology of this ancestor. The obtained vLCA is then compared to the LMP African fossils (KNM-ES 11693, Florisbad, Irhoud 1, Omo II, and LH18) which could represent the ancestral population of modern humans. Our results show that the vLCA is morphologically closer to KNM-ES 11693 and Florisbad. Additionally, they underline the wide range of morphologies exhibited by the LMP fossils, some of which present strong similarities with Neandertals and early *Homo*. Such diversity may be explained by a complex transition towards modern humans, with chronological overlap between individuals showing a mosaic of derived and archaic traits.

Keywords

Homo sapiens, LCA, African Late Middle Pleistocene, phylogenetic modelling

Introduction

L'histoire et l'évolution du genre *Homo* sont le sujet de multiples controverses depuis de nombreuses années (Rightmire, 1998 ; Stringer, 2002 ; Wood et Loneragan, 2008). Les avancées récentes en évolution humaine au travers de la découverte de nouveaux spécimens fossiles (Daura et al., 2017 ; Li et al., 2017 ; Villmoare et al., 2015), et au travers des progrès des techniques en paléo-génétique (Meyer et al., 2016 ; Reich et al., 2011), ont considérablement approfondi notre connaissance de l'histoire évolutive du genre *Homo*. Ces avancées ont profondément modifié le cadre théorique de la paléanthropologie. Tout d'abord, l'origine de notre espèce *H. sapiens*, a subi de nombreuses révolutions théoriques, transformant un débat focalisé sur la confrontation de deux points de vue antagonistes : 1) le modèle multirégional de l'origine de l'Homme moderne (Wolpoff et al., 1994) qui se base sur une évolution régionale et graduelle menant à *H. sapiens* en Afrique (Bräuer, 2008) aussi bien que dans les autres régions du monde ; et 2) l'hypothèse d'une unique sortie d'Afrique (i.e Out of Africa, ou Recent African Origin - RAO, voir, Stringer, 1994), qui suppose une origine africaine récente (200-100 ka) pour l'Homme moderne suivie de migrations qui vont remplacer les populations locales 'archaïques' dans le reste du monde. La question portant sur les modalités de l'évolution des hominines du genre *Homo* vers *H. sapiens* fait désormais l'objet d'un consensus mouvant autour d'un modèle complexe mélangeant à la fois l'hypothèse principale du RAO avec des aspects de continuité régionale (Bräuer, 1992 ; Mirazón Lahr, 2016 ; Stringer, 2016) au travers de l'hybridation potentielle des populations d'*H. sapiens* nouvellement arrivées avec les populations archaïques locales (Bergström et al., 2016 ; Skoglund et Jakobsson, 2011). Ces modifications théoriques ont été provoquées en partie par l'identification de mécanismes évolutifs différents (Conдеми, 1989) en Europe et en Afrique, mais aussi par les résultats innovants de la paléo-génétique (Cann et al., 1987 ; Currat et Excoffier, 2004 ; Ingman et al., 2000). Ces derniers ont aidé à mettre en évidence le rôle unique joué par l'Afrique dans l'origine d'*H. sapiens*, et ont offert des hypothèses alternatives pour expliquer l'évolution humaine récente (Reich et al., 2011 ;

Sawyer et al., 2015) en ajoutant l'hybridation à la théorie du RAO.

Cependant, de nombreuses questions restent sans réponses. L'un des principaux problèmes qui empêche une compréhension accrue de l'origine de notre espèce, concerne l'enregistrement fossile lui-même : à la fin du Pléistocène moyen (i.e. FMP, de 300 à 100 ka), peu de sites archéologiques africains présentent des fossiles d'hominines bien conservés. Il y en a deux en Afrique du Nord, mais seul Jebel Irhoud (Hublin, 1992) a produit un crâne complet (Irhoud 1), ainsi qu'une voute crânienne fragmentaire (Irhoud 2), estimés aux environs de 130-190 ka (Grün et Stringer, 1991). Récemment, à l'occasion de la découverte de fossiles additionnels, un morceau de face (Irhoud 10) et une mandibule (Irhoud 11 ; Hublin et al., 2017), la date du site a été repoussée au début du FMP (i.e. 315 ± 34 , Reich et al. 2017). En Afrique de l'est, les fossiles du FMP sont mieux représentés. La calvaria de Singa, trouvée au Soudan (Woodward, 1938), est datée d'environ 133 ka (McDermott et al., 1996). En Ethiopie, le site d'Omo Kibbish, a permis la mise au jour de deux fossiles impressionnants, Omo I et II (Day, 1969) qui sont datés entre 100 et 200 ka (McDougall et al., 2008), et trois spécimens supplémentaires ont été découverts à Herto, parmi lesquels BOU-VP16/1, un crâne adulte complet, et BOU-VP16/5, le crâne d'un individu juvénile. Le site est daté d'environ 160 ka (White et al., 2003). Au Kenya, Guomde a permis la découverte d'une calvaria (KNM-ER 3884) de 270-300 ka (Bräuer, 2001), et Eliye Springs, un crâne presque complet (KNM-ES 11693, Bräuer et Leakey, 1986) daté d'environ 250 ka (Bräuer et al., 1997). Plus au sud, un crâne de 200-300 ka (LH18) (Manega, 1995) a été mis au jour à Ngaloba (Tanzanie, Day et al. 1980) et finalement, en Afrique du Sud, un spécimen relativement bien préservé nous est parvenu de Florisbad (Dreyer, 1935) dont la date est estimée à environ 259 ka (Grün et al., 1996).

Ces fossiles du FMP présentent une morphologie qui s'étend d'un type morphologique (i.e. morphotype) proche des Hommes modernes pour Omo I et Herto (Day, 1969 ; White et al., 2003), à une morphologie mosaïque dont l'interprétation fait débat. Par exemple, les restes fossiles de Jebel Irhoud ont d'abord été décrits comme présentant des similarités très fortes avec les Néandertaliens (Ennouchi, 1963), avant que de nouvelles études

soulignent leur similitude morphologique avec *H. sapiens* (Hublin, 2001 ; Smith et al., 2007). Cette reconsidération morphologique, associée aux nouvelles dates publiées pour le site (i.e. 315 ± 34 , Reichter et al. 2017) impliquent une origine précoce pour l'Homme moderne et un recentrage géographique vers le nord de l'Afrique (Hublin et al., 2017), puisque l'Afrique de l'Est est généralement considérée comme le berceau de l'humanité (e.g. Cann, et al. 1987 ; Stringer, 1994). Bien que leurs morphologies diffèrent par de nombreux aspects, les fossiles de Guomde (Bräuer, 2001), Ngaloba (Day et al., 1980), Eliye Springs (Bräuer et Leakey, 1986), Florisbad (Pearson, 2008), ainsi que la calvaria Omo II (Day et Stringer, 1982) sont classés de façon relativement consensuelle dans une catégorie large : *H. sapiens* archaïque. Enfin, la calotte de Singa est, au contraire, considérée comme un Homme moderne (Woodward, 1938) et sa morphologie particulière est probablement due à une pathologie (Spoor et al., 1998). Par conséquent, il est assez difficile d'identifier les mécanismes évolutifs qui expliquent cet énigmatique paradigme morphologique qu'est l'enregistrement fossile africain du FMP, et il est tout aussi difficile d'identifier la population ancestrale, ou les populations, desquelles l'Homme moderne est originaire.

Dans cet article, nous utilisons une méthode de modélisation phylogénétique (Mounier et al., 2016) afin de répondre aux questions posées par la variation morphologique des fossiles du FMP, et par l'origine d'*H. sapiens*. Nous calculons la morphologie crânienne complète d'un hypothétique dernier ancêtre commun virtuel (i.e. DACv) à l'ensemble des Hommes modernes, à partir d'une histoire évolutive simplifiée (i.e. une phylogénie) du genre *Homo*, et nous comparons cinq des plus importants fossiles africains du FMP à ce DACv. Cette étude contribue à répondre à trois questions principales :

1) A quoi pourrait ressembler le DAC des *H. sapiens*, et quel fossile africain du FMP pourrait représenter la population ancestrale dont il serait issu ?

2) L'origine d'*H. sapiens* s'est déroulée localement dans une région africaine donnée, ou représente-t-elle un processus global réparti dans l'ensemble du continent africain ?

3) Et finalement, la transition entre les *H. erectus/ ergaster* récents ou *H. rhodesiensis/*

heidelbergensis s'est-elle produite de manière ponctuelle ou graduelle (Eldredge et Gould, 1972) ?

Nous avons utilisé un échantillon de 17 crânes 3D (**Tableau 1**, *échantillon phylogénie*) en tant que taxons terminaux de la phylogénie (**Fig. 1A**) : deux spécimens de premiers *Homo*, quatre Néandertaliens, deux fossiles d'Hommes modernes anciens et neuf *H. sapiens* actuels. Les cinq fossiles africains du FMP (**Tableau 1**, *échantillon FMP*) proviennent d'Afrique du nord : Irhoud 1, d'Afrique de l'est : KNM-ES 11693, LH18 et Omo II, et d'Afrique du sud : Florisbad. Ils font partie des quelques spécimens qui pourraient représenter la population ancestrale de tous les Hommes modernes : ils sont originaires d'Afrique, et leur âge géochronologique est estimé à la période mise en avant par la paléanthropologie et la paléo-génétique comme ayant vue l'apparition d'*H. sapiens* (Bräuer, 2008 ; Cann et al., 1987 ; Manica et al., 2007). Nous n'avons pas inclus les fossiles de Guomde du fait de son état de conservation et de Singa du fait de sa condition pathologique (Spoor et al., 1998), ni les spécimens Omo I et BOU-VP16/1 puisque que leur classification taxonomique en tant qu'*H. sapiens* est consensuelle (e.g. Bräuer, 2008 ; Stringer, 2002). Les modèles 3D ont été obtenus selon trois procédures (**Tableau 1**) : 1) à partir de l'imagerie médicale (tomographie, taille des voxels entre 0.449219 et 0.488281 mm) dont les scans sont traités dans Amira (v5.5, FEI) ; 2) par photogrammétrie à l'aide du logiciel Photoscan (Agisoft, v1.2.6) ; et 3) à partir de scans surfaciques obtenus grâce à un scanner optique (HDI Advance, 45µ précision, LMI) et le logiciel FlexScan 3D (v3.3, LMI). L'ensemble des échantillons de l'étude (phylogénie et FMP) est composé de ces modèles (en moyenne 1,5 million de triangles). Ils sont décrits par 797 points-repères (i.e. landmarks, logiciel Landmark, IDAV, Wiley, 2005), parmi lesquels 744 sont des semi-landmarks (116 sur des courbes positionnées sur le massif facial, et 628 sur des surfaces positionnées sur la calvaria), qui peuvent coulisser (**Fig. 1B**, et Gunz et al., 2005). Les points-repères manquants sont estimés par symétrie ; pour l'échantillon FMP, nous avons utilisé une interpolation 'thin-plate-spline' (i.e. TPS, Bookstein, 1989), afin de les projeter dans l'espace phylo-morphologique (**Fig. 4**). Pour corriger l'asymétrie bilatérale, nous avons utilisé la composante symétrique de l'Analyse de Procruste Généralisée (i.e. APG, Gower, 1975) dans toutes les analyses ultérieures.

Matériel

Tableau 1 : Spécimens inclus dans l'étude

Spécimens	Chronologie	Site	3D	Inst
Echantillon phylogénie				
Pléistocène ancien				
KNM-ER 1813	1.86 Ma	(Feibel et al., 2009)	Koobi Fora, Kenya	PH NMK
KNM-ER 3733	~1.6 Ma	(Gathogo et Brown, 2006)	Koobi Fora, Kenya	PH NMK
Pléistocène récent				
<i>Homo neanderthalensis</i>				
Gibraltar 1	45-70 ka	(Oakley, 1964)	Forbes' Quarry, Gibraltar	CT NHM
La Ferrassie1	53-66 ka	(Blackwell et al., 2007)	La Ferrassie, France	CT MH
La Chapelle-aux-Saints	~50 ka	(Boule, 1911-1913)	La Chapelle-aux-Saints, France	CT MH
Amud 1	50-60 ka	(Bar-Yosef, 1998)	Amud, Israël	OP DC
<i>Homo sapiens</i>				
Qafzeh 9	100-130 ka	(Grün et Stringer, 1991)	Qafzeh, Israel	OP DC
Skhül V	88-117 ka	(Grün et al., 2005)	Skhül, Israel	CT PM
Holocène				
Khoisan (AF 1144)	19 th c.	-	South-Africa	CT DC
Pygmy (AF 1158)	19 th c.	-	Congo	CT DC
East-African (AF 15.032)	19 th c.	-	Somalia	CT DC
West-African (AF 1088)	19 th c.	-	Congo	CT DC
Nubian (NU 761)	~4000 BP	-	Sudan	CT DC
Australian (AUS 108)	19 th c.	-	Australia	CT DC
Papuan (MEL 217)	19 th c.	-	Papua New Guinea	CT DC
Asian (AS 21.0.7)	19 th c.	-	China	CT DC
European (Eu 42.00.2)	19 th c.	-	Italy	CT DC
Echantillon FMP				
Irhoud 1	130-190 ka	(Grün et Stringer, 1991)	Jebel Irhoud, Morocco	OP DC
Omo II	195±95 ka	(McDougall et al., 2008)	Omo Kibish, Ethiopia	PH NMK
LH 18	200-300 ka	(Manega, 1995)	Laetoli, Tanzania	CT TANZ
Florisbad	259±35 ka	(Grün et al., 1996)	Bloemfontein, South Africa	PH NM
KNM-ES 11693	270-300 ka	(Bräuer et al., 1997)	Elyie Springs, Kenya	PH NMK

La colonne '3D' indique la méthode utilisée pour scanner les spécimens : tomographie (CT), scanner optique (OP) ou photogrammétrie (PH). Les spécimens ont été étudiés dans différentes institutions indiquées dans la colonne 'Inst' (NMK: National Museums of Kenya, Nairobi ; DC: Duckworth Collection, Cambridge ; MH: Musée de l'Homme, Paris ; PM: Peabody Museum, Cambridge ; NM: National Museum, Bloemfontein ; NHM: Natural History Museum, London, TANZ: National Museum of Tanzania, Dar Es Salaam). Les noms en gras indiquent que les spécimens originaux ont été étudiés.

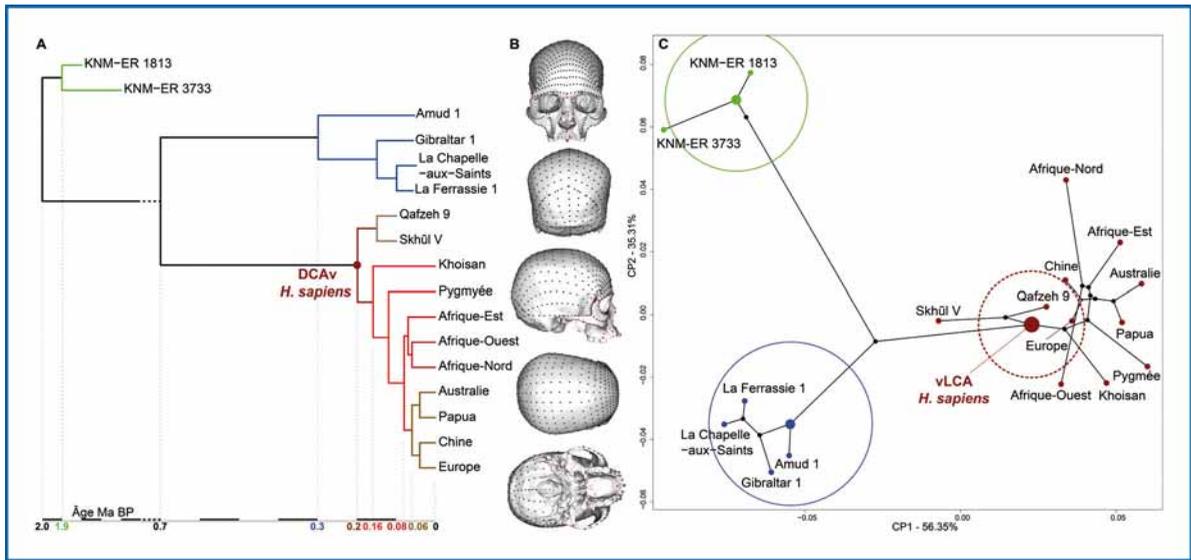


Figure 1 : A) Phylogénie consensuelle du genre *Homo*. B) Position sur un spécimen des 797 points-repères. C) Projection de la phylogénie dans l'espace morphologique. Les nœuds montrent la position des conformations des ancêtres telles qu'elles ont été calculées ainsi que les ellipses représentant l'IC à 95 %.

Méthodes

Pour calculer la morphologie du DACv, nous utilisons une phylogénie consensus du genre *Homo* (Fig. 2A) : deux spécimens de premiers *Homo* (KNM-ER 1813, KNM-ER 3733) forment le groupe externe de deux taxons frères, les Néandertaliens ((La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints) Gibraltar 1) Amud1) et les Hommes modernes ((Qafzeh 9, Skhül V) (khoisan (pygmée (est-africain (ouest-africain, nord-africain))) (australien, papou) (asiatique, européen))). Le clade néandertalien est construit afin de refléter l'existence de possibles groupes dans la population (Fabre et al., 2009) : Néandertaliens de l'ouest 'classiques' (La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints), plus dérivés que les Néandertaliens du sud (Gibraltar 1) et du Proche-Orient (Amud 1). Le clade des Hommes modernes est une simplification de notre histoire évolutive (Lahr et Foley, 1998 ; Reyes-Centeno et al., 2014) : Qafzeh 9/Skhül V en tant que groupe frères des *H. sapiens* actuels (Vandermeersch, 1981), dont la typologie correspond à leurs relations génétiques (Oppenheimer, 2012). Les taxons terminaux sont placés en fonction de leur chronologie ; les nœuds de la phylogénie reflètent une chronologie consensuelle basée sur des données génétiques et paléoanthropologiques (e.g. Meyer et al., 2016 ; Mounier et Mirazón Lahr, 2016 ; Oppenheimer,

2012). Les variables continues utilisées pour décrire les taxons terminaux sont des composantes principales (i.e. CP) qui représentent les variables de conformation pour chaque spécimen obtenu après l'exécution d'une APG et d'une Analyse en Composantes Principales (i.e. ACP) sur les coordonnées des points-repères des spécimens. La conformation ancestrale est ensuite calculée pour chacune des variables de conformation, les CPs – des variables indépendantes et continues – en utilisant le maximum de vraisemblance (Schluter et al., 1997), dans un modèle évolutionniste supposant une marche aléatoire dans une période de temps continue (i.e. mouvement brownien appliqué à l'évolution, Felsenstein, 1985 ; Pagel, 2002). Le maximum de vraisemblance permet de calculer pour chaque nœud de la phylogénie la conformation ancestrale la plus probable ainsi qu'un intervalle de confiance (i.e. IC) à 95 % (Fig. 1C). Les CPs ancestrales peuvent ensuite être transformées (Rohlf, 2001) en un set coordonnées 3D de points-repères formant la conformation ancestrale dans laquelle un crâne d'homme actuel est déformé (TPS warping, Bookstein, 1989), pour produire le modèle 3D du DACv (Fig. 2, Mounier et Mirazón Lahr, 2016).

Afin d'analyser la morphologie du DACv, nous utilisons deux approches. 1) Une méthode de comparaison de surfaces (i.e. surface deviation

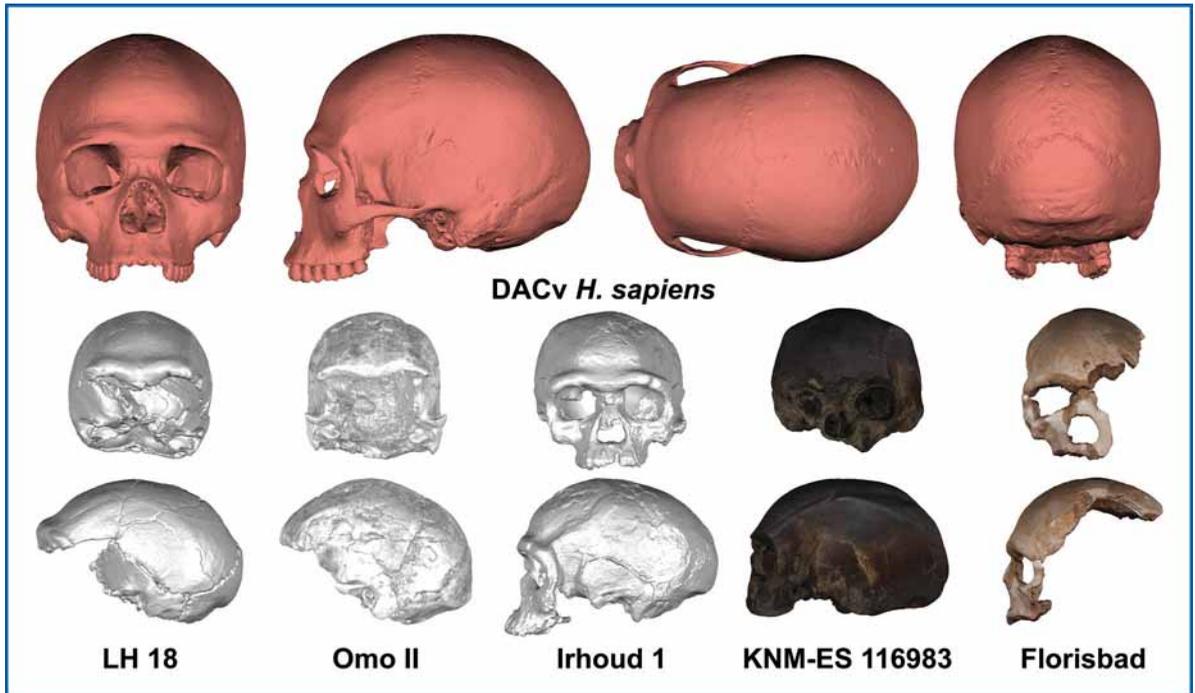


Figure 2 : *Norma frontalis, lateralis, verticalis, occipitalis* du DACv ainsi que des cinq fossiles du FMP.

spectrum) qui quantifie la déviation existante entre les surfaces de deux objets. Dans notre cas, nous comparons les spécimens du FMP à un spécimen référence, le DACv. La différence de conformation peut être explorée à l'aide d'un spectre de couleur qui attribue une couleur différente à chaque triangle du modèle 3D en fonction de la déviation par rapport à l'objet référence (Fig. 3). Afin d'identifier des tendances dans les déviations observées entre le DACv et les fossiles du FMP, nous avons d'abord calculé une échelle représentant le spectre coloré de déviation entre l'ancêtre hypothétique et les cinq populations de la phylogénie, représentés par la conformation moyenne des spécimens (APG, TPS warping) pour chaque groupe : premiers *Homo* (N=2), *H. neanderthalensis* (N=4), Hommes modernes africains (N=5), eurasiatiques (N=2) et océaniens (N=2) (Fig. 3). 2) Une approche par géométrie morphométrique 3D, grâce à laquelle nous recalculons l'espace morphologique en incluant les fossiles du FMP. Nous utilisons quatre configurations anatomiques différentes, qui correspondent à l'état de conservation des fossiles. La configuration A correspond à la conservation d'Irhoud 1, la configuration B à Florisbad, la configuration C à KNM-ES 11693 et la configuration

D à Omo II et LH18 (Fig. 4). Pour chaque configuration, une partie de la conformation des fossiles FMP (Fig. 4, points oranges) est reconstruite (symétrie et TPS).

Nous utilisons Geomagic Studio v.2013.0.1 pour exécuter l'analyse de surface et R pour l'ensemble des analyses restantes (Morpho v2.1, Schlager, 2013 ; Gemorph v2.1.2, Adams et Otárla-Castillo, 2013 ; Ape v3.2, Paradis et al. 2004, Phytools v0.4-31, Revell, 2012).

Résultats

La figure 1 présente l'espace phylo-morphologique et la position calculée des nœuds ancestraux de la phylogénie du genre *Homo*, basée sur 91,66 % de la variation totale des données (CP1 et CP2). La distribution des points dans l'espace morphologique est fortement corrélée avec la phylogénie. Elle montre que le signal phénotypique capturé par l'étude comporte une composante phylogénétique forte. Seule la morphologie des spécimens africains du nord et de l'est n'est pas en accord avec leur position phylogénétique (Fig. 1C).

La morphologie du DACv (Fig. 2) semble relativement gracile quand on la compare aux fossiles du FMP plus robustes. Le DACv présente néanmoins des caractères morphologiques plus

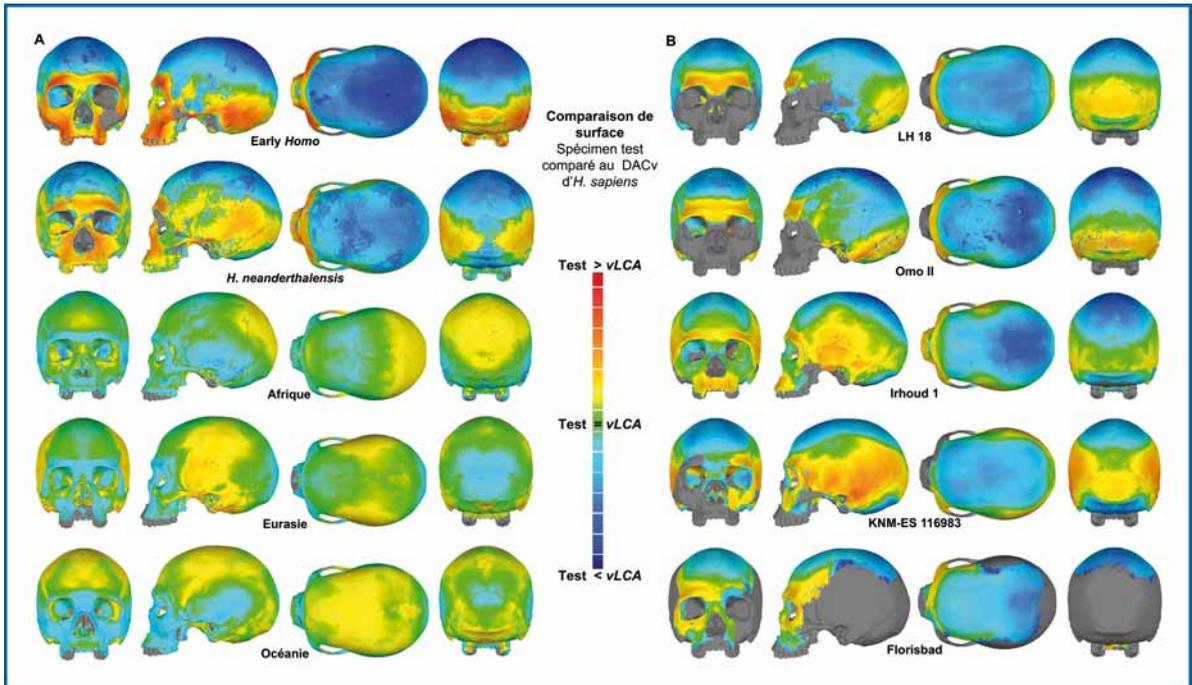


Figure 3 : Spectre de couleurs représentant la déviation entre les surfaces des premiers *Homo*, des *H. neanderthalensis*, des Hommes modernes d'Afrique, d'Eurasie et d'Océanie (A), et des fossiles africains du FMP (B) quand ils sont comparés au DACv. L'ancêtre virtuel partage le plus de similarités avec les Hommes modernes, particulièrement avec les africains. Les fossiles du FMP peuvent être classés en trois groupes : LH18 et Omo II montrent un modèle de déviation qui rappelle les premiers *Homo*, celui d'Irhoud 1 rappelle les Néandertaliens et le modèle de déviation de Florisbad est différent. Il est intéressant de remarquer que KNM-ES 116983 montre un modèle de déviation relativement intermédiaire entre Irhoud 1 et Florisbad.

archaïques : en *norma lateralis*, l'os frontal est légèrement fuyant, alors que le torus supra-orbitaire est projeté vers l'avant ; le massif facial présente un maxillaire projeté dans sa partie inférieure ; les processus mastoïdes sont peu développés et l'occipital est allongé avec les traces d'un chignon occipital. Ces deux derniers caractères rappellent la morphologie néandertalienne (Condemi, 1988 ; Hublin, 1978). En *norma frontalis*, le bord antéro-postérieur du maxillaire ne présente pas d'incurvation marquée, comme c'est généralement le cas chez *H. sapiens* (Maureille, 1994) et l'espace inter-orbitaire est particulièrement large.

La déviation entre la surface du DACv et les premiers *Homo* montre des différences marquées : le massif facial des premiers *Homo* est plus projeté, particulièrement dans sa partie inférieure, le torus supra-orbitaire est très proéminent, la calvaria est basse et moins globulaire, alors que la base du crâne au niveau de l'occipital et du temporal est beaucoup plus large. Le modèle

de déviation obtenu lors de la comparaison avec *H. neanderthalensis* est très distinct : la calvaria des Néandertaliens est plus allongée, plus basse et plus large au niveau du pariétal et du temporal, formant, en *norma occipitalis*, la forme en 'bombe' néandertalienne caractéristique (Condemi, 1992). Les différences au niveau du massif facial soulignent un caractère morphologique des néandertaliens que le DACv ne présente pas : la projection du milieu de la face (Trinkaus, 1983). Finalement, la morphologie du DACv apparaît plus proche de celle des Hommes modernes. Plus particulièrement, il présente des similitudes fortes avec les africains, à l'exception des caractères archaïques identifiés sur le frontal et le massif facial : torus supra-orbitaire et partie inférieure de la face projetés, et frontal légèrement fuyant.

Etant donné le schéma de déviation de surface entre le DACv et les groupes qui forment l'arbre phylogénétique, comment peut-on interpréter la morphologie du DACv par rapport aux fossiles du FMP ? Tout d'abord, le DACv est plus proche des

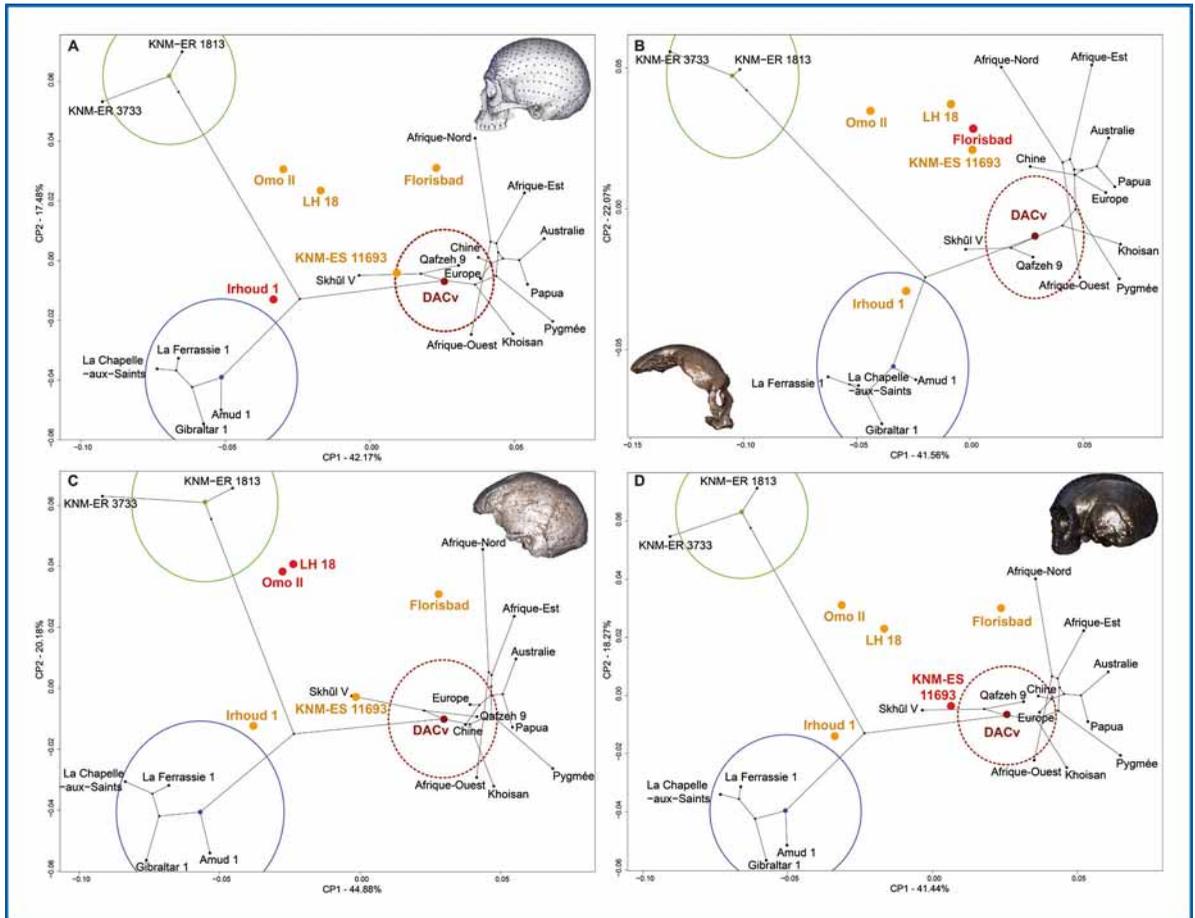


Figure 4 : Espaces phylo-morphologiques incluant les fossiles du FMP (points rouges) selon leur degré de conservation : **A)** Irhoud 1 ; **B)** Florisbad ; **C)** Omo II et LH 18 ; et **D)** KNM-ES 11693. Pour chaque configuration anatomique, les parties manquantes des autres fossiles du FMP ont été estimées (points oranges).

fossiles du FMP que des premiers *Homo* et des Néandertaliens, cependant, il présente plus de similitudes avec les Hommes modernes (**Fig. 3A**). Ensuite le modèle de déviation observé avec les fossiles africains du FMP peut être divisé en trois tendances (**Fig. 3B**). LH18 et Omo II présente des schémas de déviation avec le DACv très similaire : le torus supra-orbitaire est très proéminent, la calvaria est basse et moins globulaire et la base du crâne au niveau de l'occipital et du temporal est plus développée. Ce modèle de déviation rappelle ce que nous avons observé entre le DACv et les premiers *Homo* dans la **figure 3**. La deuxième tendance est représentée par la déviation observée avec Irhoud 1 : la calvaria est plus allongée, plus basse et plus large au niveau du pariétal et du temporal, le massif facial est projeté dans sa partie inférieure et le torus

supra-orbitaire est proéminent. Ce type de déviation est très proche de celui observé avec les Néandertaliens, à l'exception de la projection du milieu de la face qui est absente à la fois chez Irhoud 1 et chez le DACv. La déviation de surface entre KNM-ES 11693 et le DACv est relativement similaire, à l'exception de la face, qui avec un zygomatique en façade, semble plus proche de Florisbad. Le fossile sud-africain, ne se retrouve dans aucun des deux modèles décrits précédemment, cela est peut-être dû à son état de conservation ; néanmoins, il présente des caractéristiques (i.e. un zygomatique plus développé vers l'avant et un frontal légèrement plus vertical) qui le rendent plus proche du DACv.

La dernière étape de l'étude, le calcul de l'espace phylo-morphologique en incluant les fossiles du FMP, confirme les observations morphologiques.

En regardant la **Figure 4**, nous pouvons noter que LH18 et Omo II sont les fossiles du FMP les plus proches des premiers *Homo* et sont très éloignés de l'espace occupé par les Hommes modernes et le DACv ; en particulier, en se concentrant sur les parties conservées de LH18 et Omo II, cette proximité est encore plus évidente (**Fig. 4C**). Irhoud 1 se place très proche des Néandertaliens, et ce, quelle que soit la configuration considérée. Lorsque seuls le frontal et le massif facial sont pris en compte, le fossile se positionne à l'intérieur du IC à 95 % de l'ancêtre hypothétique des Néandertaliens (**Fig. 4B**). Au contraire, Florisbad se trouve proche des Hommes modernes dans les quatre analyses. Ce positionnement dans l'espace phylo-morphologique est très stable et ne semble pas être affecté par les configurations de points-repères utilisés. Finalement, Eliye Springs semble être le plus proche du DACv dans l'espace phylo-morphologique. Cela est particulièrement marquant pour la configuration A, où KNM-ES 11693 se trouve à l'intérieur du IC à 95 % du DACv des *H. sapiens* (**Fig. 4A**).

Discussion

La modélisation phylogénétique de l'histoire évolutive d'*H. sapiens* et le calcul d'un possible DACv des Hommes modernes, permettent de considérer d'un point de vue différent l'origine de notre espèce et la diversité morphologique des fossiles du FMP.

Tout d'abord, et de façon surprenante, la morphologie du DACv est très gracile et moderne. La structure du clade moderne de la phylogénie peut, en partie, expliquer ce phénomène : les Khoisans et les Pygmées bifurquent en effet très tôt des autres populations d'*H. sapiens* (respectivement à 150 et 120 ka). Ce positionnement correspond bien à l'histoire génétique des deux populations (Oppenheimer, 2012), cependant, le phénotype actuel de ces Hommes modernes « génétiquement anciennes » – les Khoisans et les Pygmées font partie des populations les plus graciles – pourrait ne pas représenter la morphologie de leurs ancêtres, lorsqu'ils se sont séparés de la lignée humaine principale il y a plus de 100 ka. La morphologie du DACv est néanmoins intéressante avec un certain nombre de caractères archaïques principalement situés sur le frontal et sur le massif facial (i.e. frontal légèrement fuyant, torus supra-orbitaire proéminent, projection de la partie inférieure de la face, maxillaire légèrement

fléchi, et espace inter-orbitaire large) mais aussi sur le temporal (i.e. processus mastoïdes de petite taille) et l'occipital (i.e. occipital allongé antéro-postérieurement).

Les comparaisons entre le DACv et l'échantillon africain du FMP soulignent les différences morphologiques importantes qui existent entre ces spécimens, alors qu'ils sont souvent considérés comme un groupe relativement cohérent d'*H. sapiens* archaïques (voir par exemple, Bräuer, 2008). Une telle variation morphologique pourrait s'expliquer par l'existence de différents morphotypes en Afrique durant le FMP. En effet, parmi les cinq fossiles considérés dans cette étude, nous pouvons identifier deux à quatre morphotypes : une conformation qui rappelle les premiers *Homo*, représentée par les fossiles est-africains LH18 et Omo II, et une configuration plus proche des Néandertaliens, représentée par le spécimen nord-africain Irhoud 1. Les morphologies de KNM-ES 11693 et de Florisbad sont plus difficiles à interpréter : elles sont les plus similaires au DACv tout en présentant des différences importantes. Eliye Springs montre une morphologie relativement intermédiaire entre les Néandertaliens et les Hommes modernes, alors que Florisbad est plus proche d'*H. sapiens*, ce qui explique sa position à l'intérieur du nuage de point moderne dans l'espace phylo-morphologique (**Fig. 4**). Ces résultats font écho aux dates récemment publiées pour les restes fossiles d'*H. naledi* en Afrique du Sud (Berger et al., 2015). Cet hominine, présentant une mosaïque insolite de caractères, est néanmoins plus proche morphologiquement des premiers *Homo*, et a été daté au début du FMP (i.e. 335-236 ka, Dirks et al., 2017). Aussi bien la découverte d'une espèce du genre *Homo* présentant une morphologie « archaïque » datant du FMP que les résultats de cette étude, soulignent la complexité de la variation morphologique existant au sein du genre *Homo* durant le FMP africain. Celle-ci semble soutenir l'hypothèse de la présence de plusieurs lignées d'*Homo*, ou au moins de différents morphotypes dont les morphologies peuvent être plus ou moins modernes, cohabitant en Afrique à cette période. Ces différentes populations, pourraient éventuellement, avoir coalescé pour former *H. sapiens* (voir, multi-régionalisme africain, Stringer, 2012 ; Stringer et Buck, 2014), mais la découverte d'*H. naledi* affaiblit quelque peu cette hypothèse. Nous devons, en effet, considérer la

possibilité que certains des fossiles africains du FMP n'aient pas été liés à une population ancestrale d'*H. sapiens* mais qu'ils puissent avoir fait partie de « branches parallèles » – coexistant d'un point de vue chronologique et géographique – de l'évolution humaine récente, comme semblent le démontrer les fossiles d'*H. naledi* (Berger et al., 2017).

En quoi la diversité morphologique de l'enregistrement fossile du FMP, peut-il nous renseigner sur l'évènement de spéciation lui-même : un processus local, ou un processus global réparti dans l'ensemble du continent africain ? Les éléments de preuves actuels sur le sujet divergent : la génomique semble pointer vers une origine sud-africaine (Henn et al., 2011), alors que l'archéologie et la paléoanthropologie suggèrent une origine nord-africaine (Hublin et Klein, 2011 ; Hublin et al., 2017), ou est-africaine. L'Afrique de l'est constitue en effet la région la plus proche de la route la plus probable de sortie d'Afrique pour l'*H. sapiens* (Stringer, 1994), et a permis la découverte des fossiles les plus probants pour représenter une population ancestrale aux hommes actuels (Day et Stringer, 1982 ; White et al., 2003). Nos résultats semblent, néanmoins, supporter des mécanismes évolutifs complexes qui pourraient impliquer une population ancestrale multiforme composée de différentes populations sources provenant de différentes zones géographiques (Stringer, 2016). En effet, aussi bien le fossile sud-africain Florisbad que le spécimen est-africain KNM-ES 11693, montrent des similarités fortes avec le DACv. Cependant, et malgré la découverte de nouveaux fossiles en Afrique du nord (Hublin et al., 2017), le rôle de cette partie du continent dans l'origine d'*H. sapiens* reste obscur. Nous avons en effet pu analyser le fossile le plus complet du site de Jebel Irhoud (Irhoud 1), et sa morphologie globale apparaît plus proche d'un potentiel DAC des Hommes modernes et des Néandertaliens que du DACv d'*H. sapiens* obtenu dans cette étude. Par conséquent, il semble probable que les éléments nouveaux sur la

“ L'application d'une méthode novatrice en paléoanthropologie – la modélisation phylogénétique – à l'étude de l'origine de notre espèce, permet de porter un regard nouveau sur cette question déjà ancienne et de mettre en évidence la complexité des mécanismes évolutifs qui ont amené à l'apparition d'*Homo sapiens*.”

morphologie des fossiles de Jebel Irhoud apportés par les découvertes récentes, ne soient pas suffisants pour révolutionner l'interprétation du site. La mandibule (Irhoud 11) ne présente, par exemple, pas de menton moderne (i.e. menton en "T" inversé voir, Schwartz et Tattersall, 2000), et la morphologie de la face (Irhoud 10) est très proche du massif facial d'Irhoud 1 (Hublin et al., 2017) analysé dans cette étude. En prenant compte de ces résultats, il est possible que l'évolution d'*H. sapiens* se soit déroulée d'abord localement dans différentes populations sources, avant qu'une phase d'hybridation et de coalescence contribue à l'émergence des Hommes modernes (Stringer, 2012 ; Stringer, 2016). Néanmoins, chaque population locale n'a probablement pas contribué de manière égale, certaines n'ayant pas contribué du tout, à l'origine d'*H. sapiens*.

Finalement, et au-delà de la géographie, la question de la nature des mécanismes évolutifs qui ont menés à l'origine de l'Homme moderne se pose : s'agit-il d'un événement graduel ou ponctué ? Une partie des éléments à notre disposition pourrait suggérer l'hypothèse d'une spéciation rapide,

et donc, d'un évènement ponctuel qui pourrait correspondre au cadre théorique proposé par Eldredge et Gould en 1972. La plupart des fossiles africains du FMP présentent une morphologie mosaïque archaïque/moderne variable mais ne présentent pas un morphotype complètement moderne, qui ne semble apparaître qu'avec le fossile d'Herto (BOU-VP16/1) aux alentours de 160 ka (White et al., 2003). De plus, le DACv calculé dans cette étude *est* un Homme moderne, il présente quelques caractéristiques archaïques, mais le spécimen est complètement moderne. Néanmoins, cette option engendrerait l'exclusion de la plupart des morphotypes fossiles du FMP identifiés ici de l'ascendance d'*H. sapiens* et ne tiendrait pas compte d'éventuels évènements d'hybridation entre les différentes populations fossiles du FMP. Il semble plus probable que des phénomènes d'évolution graduels aient eu

lieu localement, avant que l'hybridation et la coalescence ne mènent à l'apparition de l'Homme moderne, tel que nous le définissons aujourd'hui, d'une manière relativement rapide. Malheureusement, les résultats de cette modélisation phylogénétique ne permettent pas de conclure cette question importante, et d'autres phénomènes évolutifs complexes, comme l'isolation des populations et la rupture des flux géniques au travers du continent africain (Mirazón Lahr, 2016 ; Stringer, 2016), pourraient contribuer à expliquer la variation morphologique particulièrement importante observée dans l'enregistrement fossile du FMP.

Conclusion

L'application d'une méthode novatrice en paléanthropologie – la modélisation phylogénétique – à l'étude de l'origine de notre espèce, permet de porter un regard nouveau sur cette question déjà ancienne et de mettre en évidence la complexité des mécanismes évolutifs qui ont amené à l'apparition d'*H. sapiens*. Le DACv obtenu, ne correspond probablement pas complètement à la morphologie de la population ancestrale réelle des Hommes modernes, cependant, son étude nous a permis de reconsidérer la variation morphologique des fossiles africains du FMP et de mettre en évidence l'existence de différents morphotypes durant cette période en Afrique. Ces morphotypes, et plus particulièrement ceux représentant les populations d'Afrique du sud et de l'est, pourraient constituer les populations sources ayant permis, au travers d'un processus d'hybridation et de coalescence, l'origine de l'Homme moderne. Aux côtés de ces populations ancestrales possibles, d'autres morphotypes du genre *Homo* ont pu coexister et contribuer, ou non, à l'apparition de notre espèce.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants à la Fondation Fyssen pour avoir supporté financièrement ce projet au travers d'une bourse postdoctorale de deux ans à l'Université de Cambridge. Nous remercions les conservateurs et les techniciens des institutions qui nous ont donné accès aux hominines fossiles et modernes.

Bibliographie

- Adams, D.C., Otárola-Castillo, E., 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 393-399.

- Berger, L.R., Hawks, J., de Ruiter, D.J., et al., 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4.

- Berger, L.R., Hawks, J., Dirks, P.H.G.M., et al., 2017. *Homo naledi* and Pleistocene hominin evolution in subequatorial Africa. *eLife* 6, e24234.

- Bergström, A., Nagle, N., Chen, Y., et al., 2016. Deep Roots for Aboriginal Australian Y Chromosomes. *Current Biology*.

- Bookstein, F.L., 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11, 567-585.

- Bräuer, G., 1992. Africa's Place in the Evolution of *Homo sapiens*. In: Bräuer, G., Smith, F.H. (Eds.), *Continuity or Replacement. Controversies in Homo sapiens Evolution*. Balkema, Rotterdam, pp. 83-98.

- Bräuer, G., 2001. The KNM-ER 3884 Hominid and the Emergence of Modern Anatomy in Africa. In: Tobias, P.V., Raath, M.A., Moggi-Cecchi, J., Doyle, G.A. (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*. Firenze University Press, Witwatersrand University Press, Firenze, Johannesburg, pp. 191-197.

- Bräuer, G., 2008. The origin of modern anatomy: By speciation or intraspecific evolution? *Evol. Anthropol.* 17, 22-37.

- Bräuer, G., Leakey, R., 1986. The ES-11693 cranium from Eliye Springs, West Turkana, Kenya. *J. Hum. Evol.* 15, 289-312.

- Bräuer, G., Yokoyama, Y., Falguères, C., et al., 1997. Modern human origins backdated. *Nature* 386, 337-338.

- Cann, R.L., Stoneking, M., Wilson, A.C., 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325, 30-35.

- Condemi, S., 1988. Caractères plésiomorphes et apomorphes de l'os temporal des Néandertaliens européens würmiens. In: Trinkaus, E. (Ed.), *L'Anatomie, ERAUL ed.* Université de Liège, Liège, pp. 49-52.

- Condemi, S., 1989. Décalage dans l'apparition des traits néandertaliens sur le crâne cérébral chez les fossiles du Riss-Würm. In: Giacobini, G. (Ed.), *Hominidae*. Jaca Book, Milano, pp. 357-362.

- Condemi, S., 1992. Les Hommes Fossiles de Saccopastore et leurs Relations Phylogénétiques. CNRS Editions, Paris.
- Currat, M., Excoffier, L., 2004. Modern humans did not admix with Neanderthals during their range expansion into Europe. PLoS Biol 2, e421.
- Daura, J., Sanz, M., Arsuaga, J.L., et al., 2017. New Middle Pleistocene hominin cranium from Gruta da Aroeira (Portugal). Proceedings of the National Academy of Sciences.
- Day, M., 1969. Omo human skeletal remains. Nature 222, 1135-1138.
- Day, M., Leakey, M.D., Magori, C., 1980. A new hominid fossil skull (L.H. 18) from the Ngaloba Beds, Laetoli, northern Tanzania. Nature 284, 55-56.
- Day, M., Stringer, C., 1982. A reconsideration of the Omo Kibish remains and the erectus-sapiens transition. In: de Lumley, M.A. (Ed.), *Homo erectus* et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp. 814-846.
- Dirks, P.H.G.M., Roberts, E.M., Hilbert-Wolf, H., et al., 2017. The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. eLife 6, e24231.
- Dreyer, T., 1935. A Human Skull from Florisbad, Orange Free State, with a note on the endocranial cast, by C.U. Ariëns Kappens. Proceedings of the Section of Sciences of the Koninklijke Akademie van Wetenschappen 38, 119-128.
- Eldredge, N., Gould, S.J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T.J.M. (Ed.), Models in Paleobiology. Freeman, Cooper, San Francisco, pp. 82-115.
- Ennouchi, E., 1963. Les Néanderthaliens du Jebel Irhoud (Maroc). C R Acad Sci Paris 256, 2459-2460.
- Fabre, V., Condemi, S., Degioanni, A., 2009. Genetic Evidence of Geographical Groups among Neanderthals. PLoS ONE 4, e5151.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the Comparative Method. The American Naturalist 125, 1-15.
- Gower, J.C., 1975. Generalised Procrustes analysis. Psychometrika 40, 33-50.
- Grün, R., Brink, J.S., Spooner, N.A., et al., 1996. Direct dating of Florisbad hominid. Nature 382, 500-501.
- Grün, R., Stringer, C.B., 1991. ESR dating and the evolution of modern humans. Archaeometry 33, 153-199.
- Gunz, P., Mitterocker, P., Bookstein, F., 2005. Semilandmarks in three dimensions. In: Slice, D.E. (Ed.), Modern Morphometrics in Physical Anthropology. Kluwer Academic, Plenum Publishers, New York, pp. 73-98.
- Henn, B.M., Gignoux, C.R., Jobin, M., et al., 2011. Hunter-gatherer genomic diversity suggests a southern African origin for modern humans. Proceedings of the National Academy of Sciences 108, 5154-5162.
- Hublin, J.-J., 1978. Le torus occipital transverse et les structures associées. Evolution dans le genre *Homo*. Ph.D. Dissertation, Université de Pierre et Marie Curie.
- Hublin, J.-J., 1992. Recent human evolution in northwestern Africa. Philosophical Transactions of the Royal Society 337, 185-191.
- Hublin, J.-J., 2001. Northwestern Africa and Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*. In: Barham, L., Robson-Brown, K. (Eds.), Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene, CHERUB ed. Western Academic & Specialist Press Ltd, Bristol, pp. 99-121.
- Hublin, J.-J., Ben-Ncer, A., Bailey, S., et al., 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. Nature 546, 289-292.
- Hublin, J.-J., Klein, R.G., 2011. Northern Africa could also have housed the source population for living humans. Proceedings of the National Academy of Sciences 108, E277.
- Ingman, M., Kaessmann, H., Pääbo, S., et al., 2000. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. Nature 408, 708-714.
- Lahr, M.M., Foley, R.A., 1998. Towards a theory of modern human origins: Geography, demography, and diversity in recent human evolution. Yb. Phys. Anthropol. 41, 137-176.
- Li, Z.-Y., Wu, X.-J., Zhou, L.-P., et al., 2017. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. Science 355, 969-972.
- Manega, P.C., 1995. New geochronological results from the Ndutu, Naisiusiu and Ngaloba Beds at Olduvai and Laetoli in northern Tanzania: their significance for evolution of modern humans. Preservation and use of Olduvai Gorge,

Laetoli, Rock art and other palaeoanthropological resources in Tanzania, Bellagio, Italy.

- Manica, A., Amos, W., Balloux, F., et al., 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* 448, 346-348.
- Maureille, B., 1994. La face chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*: recherche sur la variabilité morphologique et métrique. Ph.D. Dissertation, Thèse de l'Université de Bordeaux 1.
- McDermott, F., Stringer, C.B., Grün, R., et al., 1996. New Late-Pleistocene uranium-thorium and ESR dates for the Singa hominid (Sudan). *J. Hum. Evol.* 31, 507-516.
- McDougall, I., Brown, F.H., Fleagle, J.G., 2008. Sapropels and the age of hominins Omo I and II, Kibish, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 55, 409-420.
- Meyer, M., Arsuaga, J.-L., de Filippo, C., et al., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* advance online publication.
- Mirazón Lahr, M., 2016. The shaping of human diversity: filters, boundaries and transitions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371.
- Mounier, A., Balzeau, A., Caparros, M., et al., 2016. Brain, calvarium, cladistics: A new approach to an old question, who are modern humans and Neandertals? *J. Hum. Evol.* 92, 22-36.
- Mounier, A., Mirazón Lahr, M., 2016. Virtual Ancestor Reconstruction: revealing the ancestor of modern humans and Neandertals. *J. Hum. Evol.* 91, 57-72.
- Oppenheimer, S., 2012. Out-of-Africa, the peopling of continents and islands: tracing uniparental gene trees across the map. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 367, 770-784.
- Pagel, M., 2002. Modelling the evolution of continuously varying characters on phylogenetic trees. In: MacLeod, N., Forey, P.L. (Eds.), *Morphology, Shape and Phylogeny*. CRC Press, pp. 269-286.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K., 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289-290.
- Pearson, O.M., 2008. Statistical and biological definitions of "Anatomically Modern" Humans: Suggestions for a Unified Approach to Modern Morphology. *Evol. Anthropol.* 17, 38-48.
- Reich, D., Patterson, N., Kircher, M., et al., 2011. Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania. *Amer. J. Hum. Genet.* 89, 516-528.
- Revell, L.J., 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3, 217-223.
- Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Déroit, F., et al., 2014. Genomic and cranial phenotype data support multiple modern human dispersals from Africa and a southern route into Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 7248-7253.
- Richter, D., Grün, R., Joannes-Boyau, R., et al., 2017. The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature* 546, 293-296.
- Rightmire, G.P., 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evol. Anthropol.* 6, 218-227.
- Rohlf, F.J., 2001. *Comparative Methods for the Analysis of Continuous Variables: Geometric Interpretations*. *Evolution* 55, 2143-2160.
- Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., et al., 2015. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Schlager, S., 2013. Soft-Tissue reconstruction of the human nose: population differences and sexual dimorphism. Ph.D. Dissertation, Universität Freiburg.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A.Ø., et al., 1997. Likelihood of Ancestor States in Adaptive Radiation. *Evolution* 51, 1699-1711.
- Schwartz, G.T., Tattersall, I., 2000. The human chin revisited: what is it and who has it? *J. Hum. Evol.* 38, 367-409.
- Skoglund, P., Jakobsson, M., 2011. Archaic human ancestry in East Asia. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108, 18301-18306.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., et al., 2007. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 6128-6133.
- Spoor, F., Stringer, C.B., Zonneveld, F., 1998. Rare temporal bone pathology of the Singa calvaria from Sudan. *Am. J. Phys. Anthropol.* 107, 41-50.

- Stringer, C., 1994. Out of Africa - a personal history. In: Nitecki, M.H., Nitecki, D.V. (Eds.), *Origins of Anatomically Modern Humans*. Plenum Press, New York, pp. 149-172.

- Stringer, C., 2002. Modern human origins: progress and prospects. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 357, 563-579.

- Stringer, C., 2012. Evolution: What makes a modern Human. *Nature* 485, 33-35.

- Stringer, C., 2016. The origin and evolution of *Homo sapiens*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371.

- Stringer, C., Buck, L.T., 2014. Diagnosing *Homo sapiens* in the fossil record. *Ann. Hum. Biol.* 41, 312-322.

- Trinkaus, E., 1983. *The Shanidar Neanderthals*. Academic Press, New York.

- Vandermeersch, B., 1981. *Les Hommes de Qafzeh (Israël)*. CNRS, Paris.

- Villmoare, B., Kimbel, W.H., Seyoum, C., et al., 2015. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science* 347, 1352-1355.

- White, T.D., Asfaw, B., DeGusta, D., et al., 2003. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423, 742-747.

- Wiley, D.F., 2005. *Landmark v 3.0*. Institute for Data Analysis and Visualization. University of California, Davis.

- Wolpoff, M.H., Thorne, A.G., Smith, F.H., et al., 1994. Multiregional Evolution: a world-wide source for modern human populations. In: Nitecki, M.H., Nitecki, D.V. (Eds.), *Origins of Anatomically Modern Humans*. Plenum Press, New York, pp. 175-199.

- Wood, B., Lonergan, N., 2008. The homini fossil record: taxa, grades and clades. *Journal of Anatomy* 212, 354-376.

- Woodward, A.S., 1938. A fossil skull of an ancestral Bushman from the Anglo-Egyptian Sudan. *Antiquity* 12, 193-195.

Introduction

The history and evolution of the genus *Homo* has been the subject of many controversies over the years (Rightmire, 1998; Stringer, 2002; Wood and Lonergan, 2008). Recent advancements in human evolution through the discovery of new fossil specimens (Daura et al., 2017; Li et al., 2017; Villmoare et al., 2015) and through the

progress of ancient genomic techniques (Meyer et al., 2016; Reich et al., 2011) have considerably enhanced our understanding of the evolutionary history of the genus *Homo*, hence modifying profoundly the palaeoanthropological theoretical framework. In the first place, the origin of our species, *H. sapiens*, has undergone numerous theoretical revolutions, moving away from the confrontation of two straightforward antagonistic points of view: 1) the Multiregional Model of modern human origin (Wolpoff et al., 1994) implying a gradual evolution model leading to modern humans in Africa (Bräuer, 2008) as well as in other regions of the world; and 2) the hypothesis of a unique 'Out of Africa' event (Stringer, 1994), also known as the Recent African Origin (RAO) model, implying a late African origin (200-100 ka) for modern humans and a subsequent migration leading to the replacement of other populations in the rest of the world. The question of how *Homo* became *sapiens* has now moved to an evolving consensus over a complex model mixing the main RAO hypothesis with some aspects of regional continuity (Bräuer, 1992; Mirazón Lahr, 2016; Stringer, 2016) through admixture between newly arrived *H. sapiens* populations, and local, archaic populations (Bergström et al., 2016; Skoglund and Jakobsson, 2011). These changes were triggered on the one hand by the identification of different evolutionary mechanisms (Condemi, 1989) in Europe and Africa; and on the other hand, by the input of innovative ancient DNA studies (Cann et al., 1987; Currat and Excoffier, 2004; Ingman et al., 2000), which helped to recognise the unique role of Africa in the origin of *H. sapiens*, and offered new alternatives to explain late human evolution (Reich et al., 2011; Sawyer et al., 2015) adding admixture to the RAO hypothesis.

However, many questions remain unsolved. One of the stumbling blocks which prevents us from understanding better the origin of our species, is the fossil record itself: during the Late Middle Pleistocene (i.e. LMP, from 300 to 100 ka), few archaeological sites with well-preserved hominin remains have been identified in Africa. In Northern Africa two sites have yielded well-preserved fossil material, but only Jebel Irhoud (Hublin, 1992) produced a complete skull (Irhoud 1), along with a fragmentary calvarium (Irhoud 2) estimated around 130-190 ka (Grün and Stringer, 1991). Following recent discoveries of new specimens on

the site, a partial face (Irhoud 10) and a mandible (Irhoud 11) (Hublin et al., 2017), researchers have pushed back the dating of the site to the beginning of the LMP (i.e. 315 ± 34 , Reichter et al. 2017). Well-preserved LMP hominins are more represented in Eastern Africa. The Singa calvarium was found in Sudan (Woodward, 1938) and is dated around 133 ka (McDermott et al., 1996). In Ethiopia, the Omo Kibish site, yielded two impressive specimens, Omo I and II (Day, 1969) which have been dated between 100 and 200 ka (McDougall et al., 2008) and three additional specimens were found in Herto, among which BOU-VP16/1 a complete adult cranium and BOU-VP16/5 a juvenile calvarium, with a date estimate around 160 ka (White et al., 2003). In Kenya, Guomde yielded a 270-300 ka calvarium (KNM-ER 3884), which misses most of the facial and frontal bones (Bräuer, 2001), and Eliye Springs, an almost complete skull (KNM-ES 11693, Bräuer and Leakey, 1986) dated around 250 ka (Bräuer et al., 1997). More to the South, a 200-300 ka cranium (LH18, Manega, 1995) was discovered in Ngaloba (Tanzania, Day et al., 1980), and in South Africa, the site of Florisbad yielded a reasonably well-preserved specimen (Dreyer, 1935) dated around 259 ka (Grün et al., 1996).

These LMP fossils exhibit morphologies which range from a modern-like morphologic type (i.e. morphotype or morph) for the Omo I and Herto specimens (Day, 1969; White et al., 2003), to mosaic morphologies which have been variably interpreted. For instance, the Jebel Irhoud remains were described as sharing strong similarities with the Neandertals (Ennouchi, 1963), before being re-studied and their similitudes with *H. sapiens* emphasized (Hublin, 2001; Smith et al., 2007). This morphological re-assessment along with the newly published dates of the site (i.e. 315 ± 34 , Reichter et al. 2017), implies a much earlier appearance of modern humans as well as an important geographical shift, with North Africa becoming an important region for the origin of modern humans, while previous evidence often pointed towards East Africa as the birth place of humanity (e.g. Cann, et al. 1987; Stringer, 1994). In a less controversial way, the Guomde (Bräuer, 2001), Ngaloba (Day et al., 1980), Eliye Springs (Bräuer and Leakey, 1986), and Florisbad (Pearson, 2008) specimens along with the Omo II calvarium (Day and Stringer, 1982) have been mostly assigned to a wide category: archaic *H. sapiens*, even though

their morphologies differ in many aspects. Finally, the Singa calvarium is, on the contrary, considered as a modern human (Woodward, 1938) and its peculiar morphology is most likely due to its pathological condition (Sporer et al., 1998). Therefore, it is rather difficult to identify the evolutionary mechanisms which explain this puzzling morphological pattern for the African LMP fossil record, and it is equally difficult to identify the ancestral population, or populations, from which modern humans originated.

In this paper, we use a phylogenetic modelling method (Mounier et al., 2016) to address the LMP fossil morphological cranial variation and the origin of *H. sapiens*. We compute the full cranial morphology of a hypothetical virtual last common ancestor (i.e. vLCA) to all modern humans from a simplified evolutionary history (i.e. phylogeny) of the genus *Homo*, and we test five of the most important LMP African fossil specimens against this vLCA. This study contributes to answer to three main questions:

- 1) What would the LCA of *H. sapiens* look like, and which of the African LMP fossils could represent this ancestral population?
- 2) Was the origin of *H. sapiens* a local process in Africa or a wide-spread process all over Africa?
- 3) And finally, was the evolutionary transition from late *H. erectus/ergaster* or *H. rhodesiensis/heidelbergensis* a gradual or a punctuated process (Eldredge and Gould, 1972)?

We used a sample of 17 3D crania (**Table 1**, phylogeny sample) as terminal taxa of the phylogeny (**Fig. 1A**): two early *Homo* specimens, four Neandertals and two early *H. sapiens* fossils and nine current modern humans. The five African LMP fossils (**Table 1**, LMP sample) are from North Africa: Irhoud 1, from East Africa: KNM-ES 11693, LH 18 and Omo II and from South Africa: Florisbad. They are among the few fossils that could represent the ancestral population to all modern humans: besides originating from Africa, they are dated from the estimated timeframe put forward by palaeoanthropological and genomic studies for the origin of *H. sapiens* (Bräuer, 2008; Cann et al., 1987; Manica et al., 2007). We did not include Guomde due to its preservation state, Singa due to its pathological condition (Sporer et al., 1998) and Omo I and BOU-VP16/1 as they are consensually classified

Materials

Table 1: Specimens included in the study

Specimens	Chronology		Site	3D	Inst
Phylogeny sample					
Early Pleistocene					
KNM-ER 1813	1.86 Ma	(Feibel et al., 2009)	Koobi Fora, Kenya	PH	NMK
KNM-ER 3733	~1.6 Ma	(Gathogo and Brown, 2006)	Koobi Fora, Kenya.	PH	NMK
Late Pleistocene			<i>Homo neanderthalensis</i>		
Gibraltar 1	45-70 ka	(Oakley, 1964)	Forbes' Quarry, Gibraltar	CT	NHM
La Ferrassie1	53-66 ka	(Blackwell et al., 2007)	La Ferrassie, France	CT	MH
La Chapelle-aux-Saints	~50 ka	(Boule, 1911-1913)	La Chapelle-aux-Saints, France	CT	MH
Amud 1	50-60 ka	(Bar-Yosef, 1998)	Amud, Israel	OP	DC
<i>Homo sapiens</i>					
Qafzeh 9	100-130 ka	(Grün and Stringer, 1991)	Qafzeh, Israel	OP	DC
Skhül V	88-117 ka	(Grün et al., 2005)	Skhül, Israel	CT	PM
Holocene					
Khoisan (AF 1144)	19 th c.	-	South-Africa	CT	DC
Pygmy (AF 1158)	19 th c.	-	Congo	CT	DC
East-African (AF 15.032)	19 th c.	-	Somalia	CT	DC
West-African (AF 1088)	19 th c.	-	Congo	CT	DC
Nubian (NU 761)	~4000 BP	-	Sudan	CT	DC
Australian (AUS 108)	19 th c.	-	Australia	CT	DC
Papuan (MEL 217)	19 th c.	-	Papua New Guinea	CT	DC
Asian (AS 21.0.7)	19 th c.	-	China	CT	DC
European (Eu 42.00.2)	19 th c.	-	Italy	CT	DC
LMP sample					
Irhoud 1	130-190 ka	(Grün and Stringer, 1991)	Jebel Irhoud, Morocco	OP	DC
Omo II	195±95 ka	(McDougall et al., 2008)	Omo Kibish, Ethiopia	PH	NMK
LH 18	200-300 ka	(Manega, 1995)	Laetoli, Tanzania	CT	TANZ
Florisbad	259±35 ka	(Grün et al., 1996)	Bloemfontein, South Africa	PH	NM
KNM-ES 11693	270-300 ka	(Bräuer et al., 1997)	Elyie Springs, Kenya	PH	NMK

The '3D' column indicates the scanning method: tomography (CT), optical scanner (OP) or photogrammetry (PH). The specimens were studied in different institutions, indicated in the column 'Inst' (NMK: National Museums of Kenya, Nairobi; DC: Duckworth Collection, Cambridge; MH: Musée de l'Homme, Paris; PM: Peabody Museum, Cambridge; NM: National Museum, Bloemfontein; NHM: Natural History Museum, London, TANZ: National Museum of Tanzania, Dar Es Salaam). Bold types indicate when original specimens were examined.

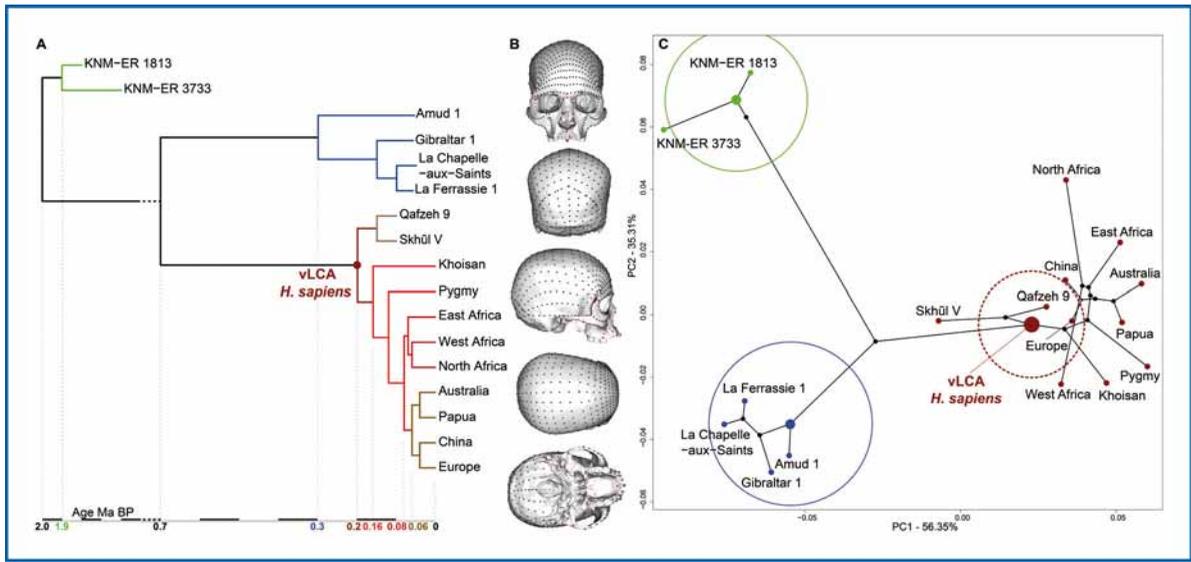


Figure 1: A) Fully-resolved phylogeny of the genus *Homo*. B) Position of the 797 landmarks. C) Projection of the phylogeny in the morphospace. Nodes represent the computed ancestors' shape and display the 95% CI ellipsoid.

as *H. sapiens* (e.g. Bräuer, 2008; Stringer, 2002). The 3D models were built following three procedures (**Table 1**): 1) from medical computed tomographic scans (voxel size between 0.449219 and 0.488281 mm) processed in Amira (v5.5, FED); 2) through photogrammetry using the Photoscan software (Agisoft, v1.2.6); and 3) through surface scanning using an optical scanner (HDI Advance, 45 μ accuracy, LMI) and the FlexScan 3D software (v.3.3, LMI). The resulting models (on average 1.5 million vertices), from both the phylogeny and LMP samples, are described by 797 landmarks (Landmark software, IDAV, Wiley, 2005), among which 744 are semi-landmarks (116 on curves located on the face and 628 on surfaces located on the calvarium) which are allowed to slide (**Fig. 1B**, Gunz et al., 2005). Missing landmarks are estimated by mirroring existing landmarks on the other side; for the LMP sample only, we used a thin-plate-spline interpolation (i.e. TPS, Bookstein, 1989), in order to project them into the phylo-morphospace (**Fig. 4**). To correct for bilateral asymmetry, we used the symmetric component from the Generalized Procrustes Analysis (GPA, Gower, 1975) in all subsequent analyses.

Methods

To compute the morphology of the vLCA, we use a fully-resolved phylogeny of the genus *Homo*

(**Fig. 2A**): two early *Homo* specimens (KNM-ER 1813, KNM-ER 3733) compose the outgroup of the two sister taxa, Neandertals (((La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints) Gibraltar 1) Amud1) and modern humans ((Qafzeh 9, Skhül V) (Khoisan (Pygmy (East African (West African, North African))) ((Australian, Papuan) (Asian, European))))). The Neandertal clade is built to reflect possible sub-groups in the population (Fabre et al., 2009): 'classic' Western Neandertals (La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints), more derived than southern (Gibraltar 1) ENREF_35 and Near-Eastern (Amud 1) individuals. The modern human clade is a simplification of our evolutionary history (Lahr and Foley, 1998; Reyes-Centeno et al., 2014): Qafzeh 9/Skhül V as a sister group to current *H. sapiens* (Vandermeersch, 1981), which are arranged following their relative genetic relationships (Oppenheimer, 2012). The terminal taxa are positioned in relation to their chronology; the nodes of the phylogeny reflect consensual chronologies based on genetic and palaeoanthropological data (e.g. Meyer et al., 2016; Mounier and Mirazón Lahr, 2016; Oppenheimer, 2012). The continuous variables used to describe the terminal taxa are principal components (i.e. PC) representing the shape variables for each specimen obtained after performing a GPA and a Principal Component Analysis on the specimens' landmark sets. The ancestral shape is

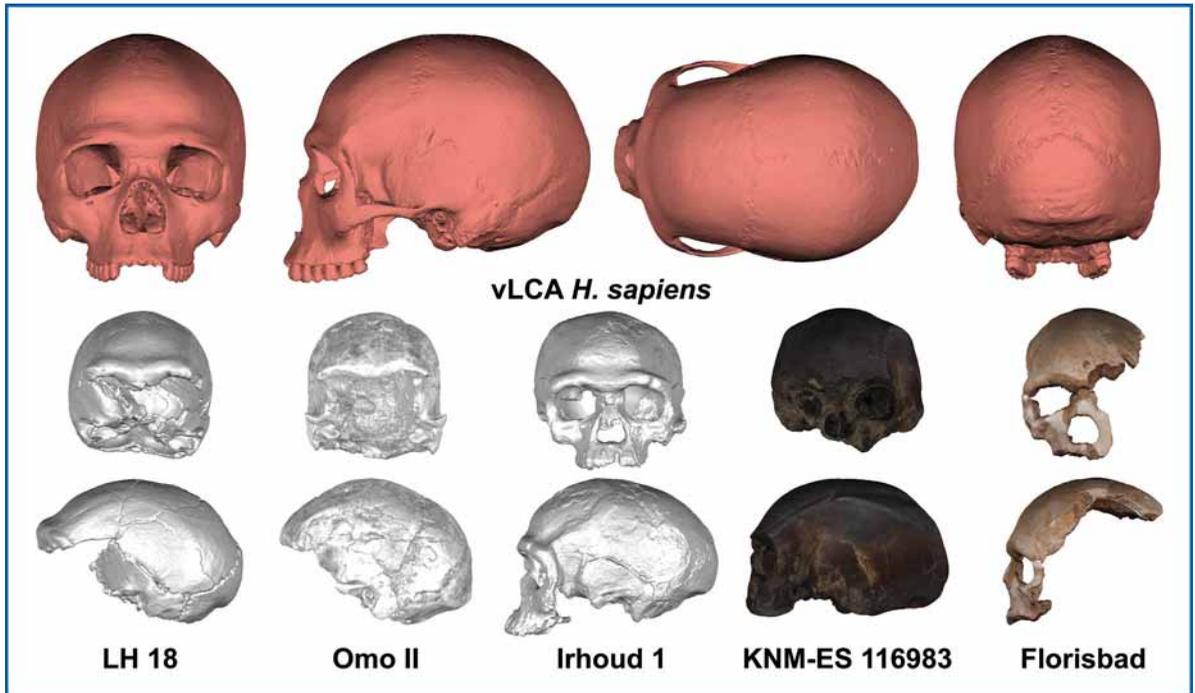


Figure 2: *Norma frontalis, lateralis, verticalis, occipitalis* of the vLCA, along with the five LMP fossils.

computed for each of the uncorrelated and continuously distributed PCs, using maximum likelihood (Schluter et al., 1997) within a model of evolutionary change assuming random walks in continuous time (i.e. Brownian motion model, Felsenstein, 1985; Pagel, 2002). The maximum likelihood approach computes for each node of the phylogeny the most likely ancestral shape along with a 95% confidence ellipsoid (Fig. 1C). The ancestral PCs are rotated back into the landmark space (Rohlf, 2001) giving a set of coordinates in which a modern human skull is warped (TPS warping, Bookstein, 1989), to produce the fully-rendered 3D vLCA (Fig. 2, Mounier and Mirazón Lahr, 2016).

To assess the morphology of the vLCA, we use two approaches. 1) A surface deviation spectrum method which quantifies the surface deviation between a reference (i.e. the vLCA) and a test specimen (i.e. any of the LMP fossils). The difference in shape can be explored thanks to a colour-coded spectrum which gives a colour to each vertex of the 3D model according to the deviation from the reference (Fig. 3). In order to do identify patterns in the deviation observed between the

vLCA and the LMP fossils, we first compute a scale of colour-coded surface deviation spectrum between the hypothetical ancestor and the five populations of the phylogeny, represented by the mean surface shape of the specimens (GPA, TPS warping) for each group: early *Homo* (N=2), *H. neanderthalensis* (N=4), modern humans from Africa (N=5), Eurasia (N=2) and Oceania (N=2) (Fig. 3). 2) A 3D geometric morphometrics approach, in which we re-calculate the phylo-morphospace including the LMP fossils. We use four different anatomical configurations, to conform to the preservation state of the fossils. Configuration A is tailored for Irhoud 1, configuration B for Florisbad, configuration C for KNM-ES 11693 and configuration D for LH18 and Omo II (Fig. 4). For each configuration, part of the shape of some of the LMP fossils (Fig. 4, orange circles) is reconstructed (mirroring and TPS).

We used Geomagic Studio v.2013.0.1 to perform the surface deviation spectrum analysis and R for all other analyses (Morpho v2.1, Schlager, 2013; Geomorph v2.1.2, Adams and Otárola-Castillo, 2013; Ape v3.2, Paradis et al., 2004; Phytools v0.4-3.1, Revell, 2012).

Results

Figure 1C presents the phylo-morphospace and the computed position of the ancestral nodes of the phylogeny of the genus *Homo*, based on 91.66% of the total variation of the data (PC1 and PC2). The points' distribution in the morphospace correlates strongly with the phylogeny, showing that the phenotypic signal captured in the study carries a strong phylogenetic signal. Only the North and East Africans exhibit a phenotypic pattern that disagrees with their position in the phylogeny (**Fig. 1C**).

The morphology of the vLCA (**Fig. 2**) appears quite gracile when compared to the more robust LMP fossils.

It displays, nevertheless, some more archaic morphologies: in *norma lateralis*, the frontal is slightly receding, while the brow ridges are projecting forward; the upper face shows a projecting maxilla in its lower part; the mastoid processes are weakly developed and the elongated occipital shows the hint of an occipital bun, both features could recall the Neandertal morphology (Condemi, 1988; Hublin, 1978). In *norma frontalis* the antero-posterior border of the maxilla is not strongly flexed as is usually the case in *H. sapiens* (Maureille, 1994) and the interorbital space is particularly wide.

The surface deviation spectrum between the vLCA and early *Homo* indicates clear and strong differences: early *Homo* face is more projecting, especially in its lower part, the brow ridges are projecting strongly, the calvarium is lower and less globular while the basicranium at the level of the occipital and temporal is much wider. The deviation pattern is distinct when compared to *H. neanderthalensis*, although the differences are still important: Neandertal's calvarium is more elongated, lower, and wider at the parietal and temporal level forming the characteristic Neandertal circular outline in *norma occipitalis* (Condemi, 1992). Differences in the face, outline a specific Neandertal features which the vLCA lacks: the mid-facial projection (Trinkaus, 1983). The vLCA is closer to modern humans. Especially, it displays very strong similarities to Africans, to the exception of the archaic morphologies identified on the frontal and facial bones: projecting brow-ridges and face, and slightly receding frontal profile.

Knowing the pattern of surface deviation between the vLCA and the groups forming the phylogenetic tree, how does the vLCA relate to the LMP fossils? First, the vLCA is more similar to the LMP fossils than to early *Homo* and *H. neanderthalensis*, however, it shares more similarities with modern humans (**Fig. 3A**). Then, the observed deviation patterns with the African LMP fossils can be assigned to three trends (**Fig. 3B**). LH18 and Omo II present a very similar deviation pattern with the vLCA: the brow ridges are projecting strongly, the calvarium is lower and less globular and the basicranium at the level of the occipital and temporal is more developed. This deviation spectrum is a reminder of the condition observed between the vLCA and the early *Homo* in **Figure 3**. The second trend is best represented by the deviation observed with Irhoud 1: the calvarium is more elongated, lower, and wider at the parietal and temporal level, and the upper face is projecting in its lower part and of course the brow ridges are projecting. This pattern is very similar to the deviation observed from Neandertals, to the exception of the mid-facial projection, which is absent in both Irhoud 1 and the vLCA. KNM-ES 11693 exhibit a rather similar deviation pattern, to the exception of the face, which, with a strongly forward facing zygomatic appears closer to Florisbad. The South African fossil, does not fit in the two described patterns, this may be due to its state of preservation; nevertheless, it shows a stronger development of the zygomatic and a slightly more vertical frontal which makes it closer to the vLCA.

The last step of the study, the re-computation of the phylo-morphospace including the LMP fossils, confirms the morphological observation. Looking at **Figure 4**, we note that LH18 and Omo II are closer to the early *Homo* fossil than any other LMP fossil and are far from the morphospace occupied by the modern human and the vLCA; especially, when only considering the preserved morphology of LH18 and Omo II, this similarity is even enhanced (**Fig. 4C**). Irhoud 1 plots in all four configurations close to the Neandertal clade, and when only the frontal and upper face are considered, it fits within the 95% CI of a hypothetical *H. neanderthalensis* ancestor (**Fig. 4B**). On the contrary, Florisbad lays close to the modern human clade in all 4 analyses. Its positioning in the phylo-morphospace is extremely stable and does not seem to be

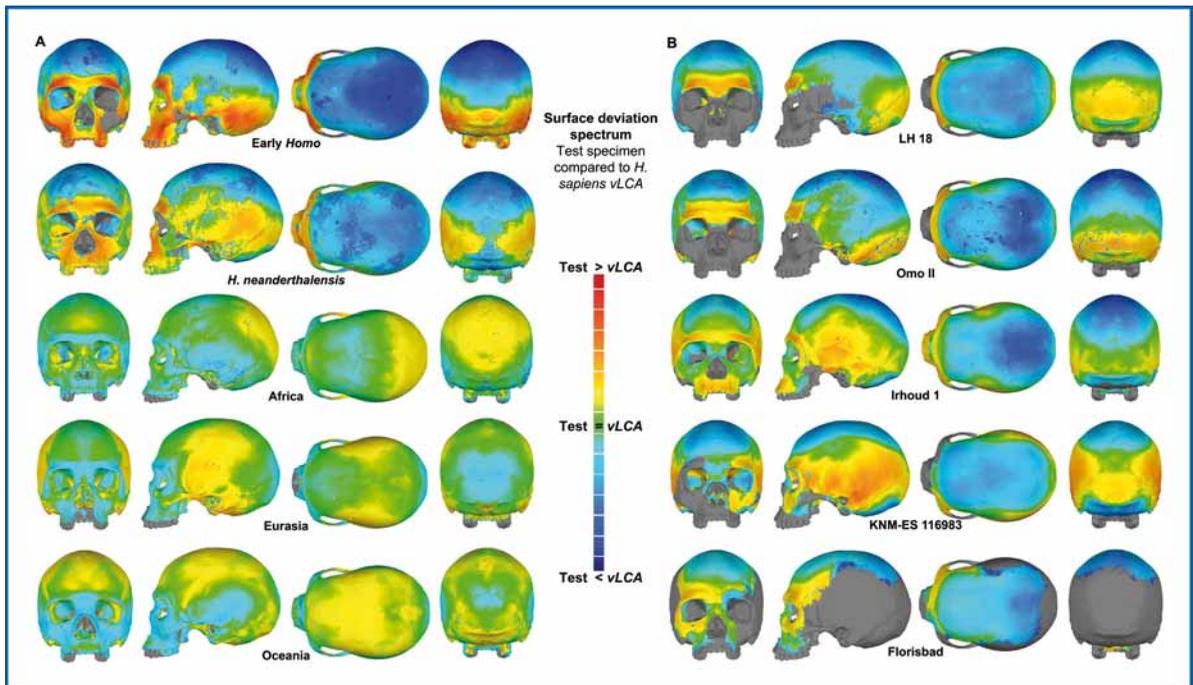


Figure 3: Surface deviation spectrum of early *Homo*, *H. neanderthalensis*, modern humans from Africa, Eurasia and Oceania (A), and of the African LMP fossils (B) compared to the vLCA. The virtual ancestor shares most affinities with modern humans, especially with Africans. The LMP fossils can be classified into three broad categories: LH18 and Omo II show a pattern of deviation which recall the early *Homo*, Irhoud 1 deviation is a reminder of the Neandertals and finally, Florisbad's pattern is different. It is worth noting that KNM-ES 11693 exhibits a somewhat intermediary pattern between Irhoud 1 and Florisbad.

affected by the different landmark configurations. Finally, the Eliye Springs fossil appears to be the closest to the vLCA in the phylo-morphospace; especially in configuration A, KNM-ES 11693 fits within the 95% CI of the *H. sapiens* vLCA (Fig. 4A).

Discussion

The phylogenetic modelling of the *H. sapiens* evolutionary history and the computation of a vLCA for modern humans, shed new light on the origin of our species and the morphological diversity of African LMP fossils.

First, the computed vLCA shows a surprisingly gracile and modern morphology. The structure of the modern human clade of the phylogeny could explain, partly, this gracile morphology, as both the Khoisan and Pygmy specimens are branching out very early from the *H. sapiens* group (respectively 150 and 120 ka). This positioning corresponds to the genetic history of both populations (Oppenheimer, 2012) and is not to be challenged. However, the current phenotypes

of these 'genetically old' modern human populations, as both Khoisans and Pygmies are among the most gracile current human populations, may not represent the morphology of their ancestor when they separated from the main human lineage more than a hundred thousand years ago. The morphological pattern exhibited by the vLCA is nevertheless interesting with some archaic characters, mainly located on the face and the frontal bone (i.e. a slightly receding frontal, strongly projecting brow ridges, projecting lower part of the face, weakly flexed maxilla, and very wide interorbital space) but also on the temporal (i.e. small mastoid processes) and occipital (i.e. antero-posteriorly elongated occipital).

When the vLCA is compared to the African LMP sample, it is striking to notice how these fossils, which are often considered as a rather coherent archaic *H. sapiens* group (see for instance, Bräuer, 2008), can be different from each other. This is probably due to the fact that they may represent different morphs that existed in

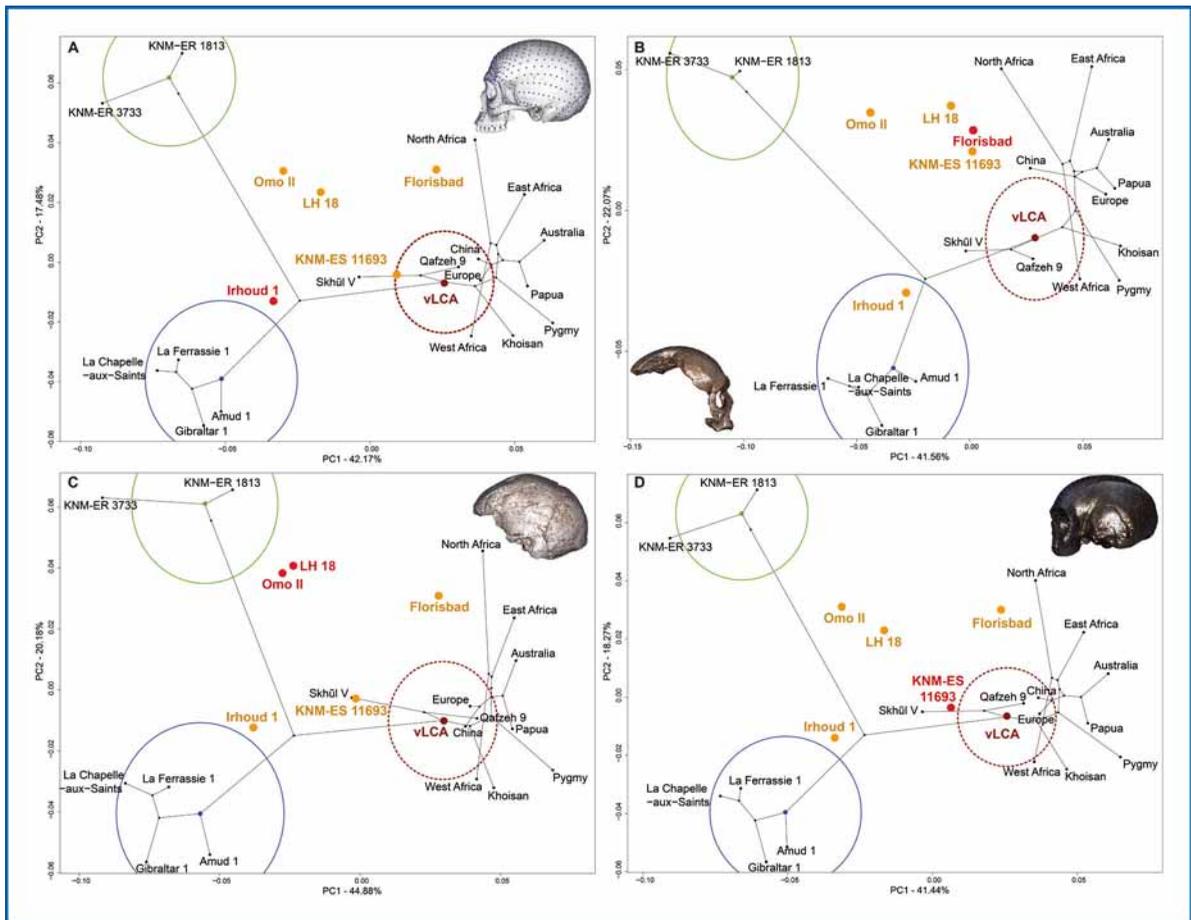


Figure 4: Phylo-morphospaces including the LMP fossils (red circles) according to their preservation states: **A)** Irhoud 1; **B)** Florisbad; **C)** Omo II and LH18; and **D)** KNM-ES 11693. For each anatomical configuration, missing part of the other LMP fossils shape has been estimated (orange circles).

Africa during this time period. Out of the five LMP fossils included in the study we can identify two to four characterised morphotypes: an early *Homo*-like pattern represented by the Eastern African fossils LH18 and Omo II, and a more Neandertal-like pattern, represented by the North African fossil Irhoud 1. The morphologies of KNM-ES 1693 and Florisbad are more difficult to interpret. They are the most similar LMP fossils to the vLCA even though their morphologies differ: Elyie Spring has a somewhat intermediate morphology between Neandertals and modern humans, while Florisbad, present a more modern human pattern which places it within the modern humans points cloud in the phylo-morphospace (**Fig. 4**). Those results resonate with the recently published dates for the *H. naledi* remains from South Africa (Berger et al., 2015).

This small-brained hominin, which present an unusual mosaic of ancient and modern traits, is more similar to early *Homo* species but has been dated to the beginning of the LMP (i.e. 335-236 ka, Dirks et al., 2017). Both the discovery of a LMP 'archaic' looking *Homo* species, and the results of the present study, underline the complexity of the morphological variation within the genus *Homo* during the African LMP. This complexity seems to support the hypothesis of the presence of different *Homo* lineages, or at least different morphs some of them being more archaic others more modern, cohabitating in Africa at that time. Those different populations may, possibly, have coalesced to form *H. sapiens* (see, African Multiregionalism; Stringer, 2012; Stringer and Buck, 2014), however, the discovery of *H. naledi* somewhat weaken this hypothesis.

One must indeed consider that some of the LMP African fossils may not have been linked with any ancestral populations to *H. sapiens* and may be part of chronologically and geographically overlapping 'side branches' of the late human evolution tree, as the *H. naledi* remains seem to be (Berger et al., 2017).

Can the diversity of the LMP fossil record tell us about the speciation itself: a local or a wide-spread process all over Africa? Current lines of evidence disagree on this subject: genomic may point toward a southern African origin (Henn et al., 2011), while archaeology and palaeoanthropology suggest a Northern African (Hublin and Klein, 2011), or an Eastern African origin, East Africa being the closest region to the most likely exit route for the first 'Out of Africa' of *H. sapiens* (Stringer, 1994) and having yielded some of the most convincing fossil specimens to date to represent the ancestral population to current humans (Day and Stringer, 1982; White et al., 2003). However, our results tend to support complex evolutionary patterns which may imply different source populations from different geographical areas as possible ancestral

groups for modern humans (Stringer, 2016). Indeed, both the Southern African fossil Florisbad, and the Eastern African specimen KNM-ES 11693 show similarities with the vLCA. Nevertheless, and despite the discovery of new fossils in North Africa (Hublin et al., 2017), the role in the origin of *H. sapiens* played by this region of the continent remains unclear. Indeed, in the present study, we analysed the most complete specimen to date from the site of Jebel Irhoud (Irhoud 1), and its global morphology appears closer to a hypothetical LCA to modern humans and Neandertals than to the vLCA to *H. sapiens*. Thus, it may well be that the additional information concerning the morphology of the Jebel Irhoud specimens brought by the recent discoveries, may not be sufficient to profoundly transform the interpretation of the site. For instance, the mandible (Irhoud 11) do not present a modern chin (i.e. inverted 'T' chin, see, Schwartz and

Tattersall, 2000), and the face's morphology (Irhoud 10) is quite similar to Irhoud 1 (Hublin et al. 2017) analysed in the present study. Following on those results, the evolution of *H. sapiens* may have happened rather locally with different source populations, followed by hybridization and coalescence period contributing to the emergence of modern humans (Stringer, 2012; Stringer, 2016). Nevertheless, each local populations would not have contributed equally, or at all, to the origin of *H. sapiens*.

Finally, and going beyond geography, the question of the nature of the evolutionary mechanisms which led to the appearance of modern humans still needs to be addressed: was the process gradual or punctuated? Parts of the evidence at our disposal would advocate for a rather fast speciation, and thus, would fit within the theoretical framework proposed by Eldredge and Gould in 1972. Most of the African LMP fossils

show a variable mosaic morphology mixing archaic and modern characters, but do not present a full modern morphotype, which seems to appear with the Herto fossil (BOU-VP16/1) around 160 ka (White et al., 2003).

Moreover, the vLCA computed in this study is a modern human. It does display some more archaic features, but it is fully modern. However, this option would exclude *de facto* most of the LMP morphotypes identified here from the *H. sapiens* ancestry and would discard possible hybridization events between the different LMP fossil populations. It would seem more probable that gradual evolutionary phenomena would have happened locally, followed by relatively fast admixture and coalescence events which would have led to the appearance of modern human as we define it nowadays. Unfortunately, the results of this phylogenetic modelling study are not sufficient to bring an end to this debate, and other complex evolutionary mechanisms, such as population isolation and break in gene flow throughout Africa (Mirazón Lahr, 2016; Stringer, 2016), could contribute to explain the particularly high morphological diversity observed in the LMP fossil record.

“ The use of an innovative method – phylogenetic modelling – to address the question of the origin of our species, sheds new light on an old question and brings insight on the complexity of the evolutionary mechanisms which led to the appearance of *Homo sapiens*.”

Conclusion

The use of an innovative method – phylogenetic modelling – to address the question of the origin of our species, sheds new light on an old question and brings insight on the complexity of the evolutionary mechanisms which led to the appearance of *Homo sapiens*. Although the computed vLCA may not fully correspond to the actual ancestral population to modern humans, it brings new insight into African LMP morphological variation and support the existence of different morphotypes at that time period in Africa. The origin of modern human may find its source

populations both in Southern and Eastern Africa, which may have coalesced to form *H. sapiens*. Alongside those possible ancestral populations, other *Homo* morphotypes may have coexisted with or without contributing to the appearance of our species.

Acknowledgments

We are grateful to the Fyssen Foundation for founding this project through a two years post-doctoral fellowship at the University of Cambridge. We thank the curators and technicians of the institutions who gave us access to the fossil and modern hominin specimens.

BIBLIOTHÈQUE

Nous remercions vivement les généreux donateurs avec lesquels nous échangeons nos Annales :

Académie Royale de Belgique	Vol. 170 / Année 2015 périodique 1 ^{er} et 2 ^e semestre Vol. 171/ Annuaire 2016
DAL ZOVO Cecilia	Archaeology of a sacred mountain Mounds, water, mobility, and cosmologies of Ikh Bogd Uul, Eastern Altai Mountains, Mongolia
La Société Préhistorique Ariège-Pyrénées	Préhistoire, Art et Sociétés – Tome LXIX
Max Planck Research	The Science Magazine N° 3.2016 N° 1.2017 N° 4.2017
Römisch-Germanische Kommission des Deutschen archäologischen instituts	Germania 93 /2015 Germania 94 /2016
PITROU Perig	Le chemin et le champ <i>Parcours rituel et sacrifice chez les Mixe de Oaxaca</i> (Mexique)

Nous remercions pour leur collaboration les auteurs soutenus dans leurs travaux de recherche par la Fondation Fyssen, nos lecteurs pour leur fidélité, et tous nos correspondants et bibliothèques qui permettent la libre consultation de notre revue.

We thank for their collaboration the authors supported in their research works by the Fyssen Foundation, our readers for their fidelity, and all our correspondents and libraries which allow the free consultation of our review.

Achévé d'imprimer en Avril 2018