

Annales
de la
Fondation Fyssen

N° 39



Annales de la Fondation Fyssen

2024

Directeur de la publication : Jean-Claude HASSAN

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

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

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2024
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 œuvre, la Fondation dispose d'un Conseil d'Administration composé de scientifiques, juristes, financiers et hauts fonctionnaires, et d'un Conseil Scientifique.

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

CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/01/2026

Monsieur Jean-Claude HASSAN, Président,

Conseiller d'État, Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

Monsieur Bernard ZALC, Vice-Président,

Directeur de Recherche Emérite à l'Institut du Cerveau

Madame Géraldine DEBUCHY, Directrice

Madame Jeanne-Marie PARLY, Trésorière,

Ancien Recteur et professeur d'Université Honoraire

Monsieur Jean-Claude HASSAN, Conseiller d'État,

Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

Madame Catherine BRUN LORENZI, Avocate au Barreau de Paris

Ancien membre du Conseil de l'Ordre des Avocats

Monsieur Pierre JACQUET, Économiste

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

Madame Marie-Thérèse DELAUNAY, Commissaire du Gouvernement

Préfète, Ministère de l'Intérieur

COLLÈGE DE FRANCE,

Représenté par Monsieur Philippe DESCOLA, Professeur

Chaire d'Anthropologie de la nature

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,

Représenté par Madame Jane LECOMTE, Directrice du Département Homme et Environnement

SORBONNE UNIVERSITÉ,

Représentée par Monsieur Bernard CAPELLE, Professeur

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2026

Monsieur Jean-Claude HASSAN, Président,

Conseiller d'État, Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

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

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

Monsieur Brice BATHELLIER (Neurobiologie),

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

Monsieur Shadreck CHIRIKURE (Archéologie),

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

Monsieur Nicolas CLAUDIÈRE (Primatologie),

Directeur de Recherche au Centre de Recherche en Psychologie & Neurosciences, Marseille, France

Madame Anne DELAGNES (Archéologie),

Directrice de Recherche CNRS PACEA, Université de Bordeaux, France

Madame Audrey DUSSUTOIR (Éthologie),

Directrice de Recherche CNRS, CRCA, Toulouse, France

Monsieur Jonathan LANMAN (Anthropologie),

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

Madame Manuela PIAZZA (Neurosciences Cognitives),

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

Monsieur Matthew R. Longo (Neurosciences Cognitives),

Professeur à Birkbeck, Université de Londres, Grande-Bretagne

Madame Angela SIRIGU (Neurobiologie),

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

Monsieur Jamshid Tehrani (Anthropologie Sociale),

Professeur d'Anthropologie, Université de Durham, Grande-Bretagne

COMITÉ DE LECTURE

Professeur Laurent COHEN (Neurosciences Cognitives),

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

Docteur Rémy CRASSARD (Archéologie),

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

Professeur Martin GIURFA (Éthologie),

Professeur de Classe Exceptionnelle de Neurosciences
Directeur, Institut de Biologie Paris Seine (IBPS)
Sorbonne Université, Paris

Docteur Julie GREZES (Neurosciences Cognitives),

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

Docteur Aurélie MANIN (Archéologie),

Chargée de Recherche, CNRS
Université Paris 1 Panthéon Sorbonne, UMR 8096, Archéologie des Amériques, Paris

Docteur Cédric SUEUR (Éthologie),

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

Docteur Stéphanie TROUCHE (Neurosciences Cognitives),

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

Docteur Valentina VAPNARSKY (Anthropologie),

Directrice de Recherche CNRS

Sous-directrice du Laboratoire d’Ethnologie et de Sociologie Comparative, Nanterre

Docteur Valentin WYART (Neurosciences Cognitives),

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

ANTHROPOLOGIE SOCIALE – SOCIAL ANTHROPOLOGY**RENARD Lisa** (Allocation post-doctorale 2022)

La mémoire du don	11
The Memory of the Gift	21

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE - ETHOLOGY / PSYCHOLOGY**BALSDON Tarryn** (Subvention de Recherche 2023)

Les bases neuronales du mécanisme métacognitif général	30
The neural basis of the general metacognitive mechanism	38

C. DA SILVA Rafael (Allocation post-doctorale 2022)

Modulation du comportement appétitif chez l'abeille domestique : interactions entre castes comportementales, saisonnalité et neuropeptide F court	45
Appetitive Behavior Modulation in Honeybees : Interactions Between Behavioral Castes, Seasonality and Short Neuropeptide F	56

DAFFREVILLE Mawa (Allocation post-doctorale 2023)

Un an, un tournant : le jeune singe vervet, une fenêtre comparative sur le développement social ?	64
Age one, one shift : Vervet monkeys as a comparative window into social development ?	73

SABLE-MEYER Mathias (Allocation post-doctorale 2022)

Comparer les représentations mentales des formes géométriques chez l'humain et le babouin : la perspective du Langage de la Pensée	81
Comparing Geometric Shape Representations in Humans and Baboons : A Language of Thought Perspective	92

NEUROBIOLOGIE - NEUROBIOLOGY**AL ROUMI Fosca** (Subvention de Recherche 2023)

Le langage de la Pensée est à l'origine de notre capacité à mémoriser les séquences temporelles structurées	102
An ordinal Language of Thought supports human memory for regular sequences	113

CORDEAU Mélina (Allocation post-doctorale 2023)

Dans l'oreille du chien : traces neuronales de la domestication	122
Inside the dog's ear : neural traces of domestication	129

MALLET David (Allocation post-doctorale 2022)

Urolithine A : Une stratégie thérapeutique potentielle contre l'anxiété en ciblant les déficits mitochondriaux	135
Urolithin A : A Potential Therapeutic Strategy Against Anxiety by Targeting Mitochondrial Deficits	140

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY

BEAUVAIS Pierre-Antoine (Allocation post-doctorale 2023)	
Innovations et traditions techniques au Middle Stone Age en Afrique australe. Les industries lithiques de l'Early Howiesons Poort du site de Diepkloof Rock Shelter (Western Cape, Afrique du Sud)	145
Technical Traditions and Innovation in the Middle Stone Age of Southern Africa : The Early Howiesons Poort Lithic Assemblages from Diepkloof Rockshelter, Western Cape (South Africa)	157
GALLAND Aline (Allocation post-doctorale 2023)	
Repenser la consommation de ressources animales chez les premiers hominines à partir des traces d'utilisation sur les outils lithiques	167
Rethinking animal resource consumption among early hominins through use-wear analyses of stone tools	174
LIVRAGHI Alessandra (Allocation post-doctorale 2023)	
Signatures saisonnières dans le Moustérien de Quina : résultats préliminaires des analyses des usures dentaires et du ciment appliquées aux grands ongulés de Combe-Grenal (Dordogne, France)	179
Seasonal signals in the Quina Mousterian : preliminary results from dental wear and cementum analysis on large ungulates at Combe-Grenal (Dordogne, France)	193
SMITH Benjamin (Allocation post-doctorale 2023)	
La précision, l'échelle et des études sur l'approvisionnement en obsidienne : considérations pour l'archéologie du Pléistocène supérieur en Afrique	203
Accuracy and scale in obsidian sourcing studies : considerations for Late Pleistocene archaeology in Africa	209



La mémoire du don

Lisa RENARD

*Docteure en anthropologie sociale et culturelle / Muséologue /
Chargée de cours à l'Université de Strasbourg.*

*Chercheuse associée au Stout Research Centre, Museum
and Heritage Studies,*

Victoria University of Wellington, Aotearoa Nouvelle-Zélande.

*Chercheuse associée au laboratoire interdisciplinaire en études culturelles
(LinCS) CNRS-Université de Strasbourg, France (UMR 7069).*

Résumé

Créés par les ancêtres et transmis aux vivants de génération en génération, les *taonga* (trésors ancestraux māori) sont des entités hautement valorisées dans le monde māori. Les spécialistes de la coutume leur reconnaissent une valeur mémorielle et une agentivité relationnelle qui s'expriment au sein d'un système de don et de contre-don qui a beaucoup intéressé les anthropologues, de Mauss à Graeber. Cet article réenvisage les *taonga* et la question du *hau* à la lumière d'une étude de cas centrée sur le contexte d'acquisition d'un ensemble de *taonga* actuellement conservés au musée du quai Branly - Jacques Chirac. Entrés dans les collections françaises à la suite du voyage de Dumont d'Urville le long des côtes néo-zélandaises en 1827, ces *taonga* portent en eux des mémoires qui sommeillent depuis plus de deux cents ans. En axant notre étude sur « la mémoire du don », nous examinons à la fois le système d'échange māori et les techniques mnémoniques employées par les experts māori, les chercheurs et les professionnels des musées qui souhaitent réveiller ces mémoires, tout en revisitant les travaux de Mauss.

Mots-clés :

Māori, Aotearoa Nouvelle-Zélande, France, *Taonga*, Mémoire, Mauss

The Memory of the Gift

Abstract

Created by ancestors and passed down to the living from generation to generation, *taonga* (Māori ancestral treasures) are highly valued entities in the Māori world. Experts in Māori customs recognise their significance in terms of memory and relational agency, which is expressed within a system of gift-giving and counter-gift-giving that has greatly interested anthropologists, from Mauss to Graeber. This article re-examines *taonga* and the question of *hau* in light of a case study focusing on the context of acquisition of a collection of *taonga* currently housed at the musée du quai Branly - Jacques Chirac. Brought into French collections following Dumont d'Urville's voyage along the New Zealand coast in 1827, these *taonga* hold memories that have been dormant for over two hundred years. By focusing on « the memory of the gift », we examine both the Māori exchange system and the mnemonic techniques used by Māori experts, researchers and museum professionals who wish to revive these memories, while revisiting the work of Mauss.

Keywords:

Māori, Aotearoa New Zealand, France, *Taonga*, Memory, Mauss

Introduction

Le 16 septembre 2024, au musée du quai Branly - Jacques Chirac (mqB-JC) à Paris, alors que Naomi Aporo Manihera et Hamuera Manihera¹ sont accueillis par les conservatrices Stéphanie Leclerc-Caffarel et Magali Melandri, dans l'une des salles de consultation, une dizaine de trésors ancestraux māori² (*taonga*) sont disposés sur deux larges tables blanches (Image 1). Emportés en France par Jules Dumont d'Urville et son équipage à la suite de leur voyage de trois mois à bord de *L'Astrolabe*, en 1827, le long des côtes néo-zélandaises, ces *taonga* sommeillent dans les collections muséales depuis près de deux siècles. En entrant dans la salle, Hamuera entame une incantation (*karakia*) qui agit tel un chant d'appel afin de signaler notre arrivée aux ancêtres présents. Ce type d'incantation, qui préfigure toute rencontre entre la société des vivants et le cosmos dans le monde māori, permet aux experts en rituels de saluer les entités en présence, humaines et non humaines, dont les *taonga*, afin de les remercier d'accueillir les vivants et leur demander de veiller sur les personnes présentes. L'ambiance, jusqu'alors détendue, devient solennelle.

Dès lors, nous sommes invitées par Hamuera à pénétrer dans ce que je nomme « l'espace sociocosmique māori » (Renard 2020). Il s'agit d'un cadre de pensée et d'actions qui, en contexte cérémoniel māori, permet à la société des vivants et au cosmos de se rejoindre dans un espace propre qui n'est pas limité par des frontières géographiques ou temporelles. À l'intérieur de ce cadre, les deux cents ans qui séparent les derniers moments où ces *taonga* ont été entourés de la langue māori et le présent se confondent, laissant la place à des retrouvailles émues entre les vivants et leurs ancêtres, à plus de 18 900 kilomètres de Aotearoa, la Nouvelle-Zélande. À Paris, c'est dans cet espace sociocosmique māori que Naomi, Hamuera, Stéphanie, Magali et moi avons passé

plusieurs heures à travailler auprès de trésors ancestraux dont les mémoires émergent peu à peu au contact de leurs descendants venus du pays du long nuage blanc : Aotearoa.

Ces moments de rencontre entre les ancêtres et les vivants, très courants dans le monde māori, sont rarissimes en Europe. La présence de Naomi et Hamuera au mqB-JC traduit la volonté des experts māori de retrouver la trace des *taonga* qui ont quitté leur pays. Elle illustre également l'importance de l'engagement des équipes muséales afin de garantir l'accès des populations autochtones aux objets créés par leurs ancêtres. Elle souligne en outre la nécessité pour les professionnels des musées de travailler avec des experts autochtones afin de faire la lumière sur la circulation et le contexte d'acquisition de ces trésors ancestraux dans une démarche de « recherche de provenance » (Henare Salmond 2005 ; McCarthy 2007 ; Nyssen 2026 ; Tamarapa 2024).

Avant cette rencontre entre Hamuera, Naomi, Stéphanie et Magali, et tout au long de ma recherche postdoctorale à l'université d'Auckland (2023-2025), je me suis intéressée aux qualités mnémoniques des trésors ancestraux māori (*taonga*) conservés dans les musées français. La question suivante s'est alors posée : afin d'offrir une analyse plus fine du don māori, ne faudrait-il pas s'intéresser à « la mémoire du don » plutôt qu'à l'« esprit du don » proposé par Marcel Mauss ?

De Best à Stewart en passant par Mauss, Weiner et Tapsell : la question du *hau*

Depuis les travaux d'Elsdon Best en 1909, suivis de ceux de Marcel Mauss en 1925, le système de circulation des *taonga* a grandement intéressé les ethnologues et les anthropologues (Firth 1959 [1929] ; Godelier 1996 ; Graeber 2001 ; Itéanu 2004 ; Liebersohn 2011 ; Renard 2020 ; Sahlins 1970 ; Tcherkézoff 2012 ; Weiner 1992). Leur intérêt pour la société et la culture māori s'est principalement cristallisé autour du concept de *hau*, tel qu'il a été expliqué par Tamati Ranapiri lors d'une discussion avec Elsdon Best en 1909 à propos du *hau* de la forêt. Traduite par l'ethnolinguiste Bruce Biggs dans les années 1960, puis publiée par Marshall Sahlins en 1972, et adaptée en français par Maurice Godelier en 1996, cette traduction fait aujourd'hui encore référence. En voici une version réduite :

« Donc tu [A] as quelque chose de précieux (un *taonga*) que tu me [B] donnes. Nous n'avons

¹ Hamuera Manihera est expert tisseur (*tohunga whatu*) et responsable (*kaitiaki*) de la collection de *taonga* au Nelson Provincial Museum. Naomi Aporo-Manihera est chercheuse (*kairangahau*) et photographe (*kaiwhakaahua*).

² J'utilise le mot « māori » sous sa forme invariable afin de dépasser toute distinction de genre (féminin ou masculin), inexistante en langue māori (*te reo māori*).



Image 1 : Septembre 2024. Paris, musée du quai Branly – Jacques Chirac, Hamuera Manihera, Naomi Aporo Manihera, Stéphanie Leclerc-Caffarel et Magali Melandri autour d'un manteau māori rapporté en France par Dumont d'Urville au XIX^e siècle (LR)

aucun accord sur un paiement. Donc, je [B] le donne à quelqu'un d'autre [C], et le temps passe et passe, et cet homme songe [C] qu'il a cet objet de valeur et qu'il doit me [B] donner quelque chose en retour et ainsi fait-il. Or ce *taonga* qui m'est donné [par C], c'est le *hau* du *taonga* qui m'avait été donné auparavant [par A]. Je [B] dois te le donner à toi [A]. Il ne serait pas convenable que je le garde pour moi-même. Que ce soit quelque chose de très bon ou de mauvais, ce *taonga*, il doit être donné par moi à toi. Parce que ce *taonga* est le *hau* de l'autre *taonga*. Si je gardais pour moi cet objet précieux, je deviendrais *mate* (malade ou mort). C'est ça le *hau*, le *hau* des *taonga* (des objets de valeur). Le *hau* de la forêt. » (Godelier 1996 : 71).

S'appuyant sur l'exemple du *hau* de la forêt, Mauss a développé dans les années 1920 une théorie générale de l'obligation de donner, de recevoir et de rendre des objets de valeur. Souvent désignée sous le nom de « théorie du don et

du contre-don », Mauss y soulignait l'importance de « l'esprit de la chose donnée », pour traduire le concept de *hau* (Mauss 2012 [1925] : 77-82). En 2017, la chercheuse māori Georgina Stewart a montré que Mauss a largement surinterprété le concept de *hau taonga* :

« La signification ésotérique du mot « *hau* » est le mouvement détectable de la force spirituelle, véhiculée par les actes, les intentions et les objets [objects] associés à ceux avec qui nous interagissons. Ainsi, ce que quelqu'un nous donne en retour [*in return*] d'un objet de valeur qui nous a été offert au départ porte en lui la force spirituelle [*spiritual force*] ou le souvenir [*memory*] de ces relations, et est appelé métaphoriquement '*hau taonga*'³ » (Stewart 2017 : 6-7, ma traduction).

³ Stewart n'italicise pas les termes māori qu'elle emploie, voir Somerville 2022.

Après l'interprétation « spirituelle » du *hau* de la forêt proposée par Mauss (Godelier 1996 : 69-78), les études sur le *hau* se sont principalement concentrées sur la question de la réciprocité dans le système d'échange māori, puis sur celle des « possessions inaliénables » développée par Weiner (1992). Cette dernière a toutefois vivement été critiquée par le chercheur māori Paora Tapsell (1997). Outre, les confusions importantes de Weiner entre les concepts de *hau*, *mauri* et *wairua*⁴, ainsi que sa vision limitée des *taonga* qu'elle réduit à des trésors tangibles de nature textile (Ibid.) ; Tapsell a souligné la grave erreur de Weiner de traduire *taonga* par « possessions », comme il l'explique : « Ce qui est possédé, peut-être, c'est l'obligation et la responsabilité transmises par les ancêtres, qui attendent des descendants qu'ils protègent, interprètent, gèrent et transmettent les *taonga* du clan ou de la tribu aux générations futures » (Tapsell 1997 : 362, ma traduction).

À mon sens, Mauss et Weiner sont passés à côté de l'un des aspects les plus importants du système de circulation des *taonga*, que j'appelle : « la mémoire du don ». Dans le monde māori (*Te Ao Māori*), lorsque les *taonga* sont échangés ou transmis de génération en génération, ils s'imprègnent de savoirs, de discours et d'histoires en lien avec les éléments naturels, les autres *taonga*, les entités humaines et non humaines avec lesquels ils peuvent interagir au fil de leurs circulations (Renard & Risjeterre 2025). C'est alors qu'une « agentivité relationnelle » peut leur être reconnue par les spécialistes de la coutume. C'est notamment le cas, sur l'espace de réunion clanique ou tribal (*marae*), lors des grands rassemblements (*hui*), dès lors que les relations entre les différentes entités de l'espace sociocosmique sont élaborées ou s'expriment aux yeux et aux oreilles de toutes et de tous (Prytz Johansen 1954 ; Salmond 1975). Les *taonga* permettent non seulement de mettre en avant ces relations de manière plus ou moins spectaculaire, mais aussi de faciliter la communication, la compréhension et la mémorisation de l'histoire tribale, ainsi que l'identification des différents membres des collectifs essentiels au tissage des relations. C'est ainsi que les *taonga* sont le plus fréquemment mobilisés et qu'ils circulent avec le plus de visibilité en tant que

vecteurs, agents, supports et motifs des relations entre les personnes et entre les vivants et leurs ancêtres (Renard 2020).

Les qualités mnémoniques des trésors ancestraux māori (*taonga*)

Dans l'ontologie māori, toutes les entités qui composent le monde — ancêtres, humains, montagnes, rivières, plantes, oiseaux, *taonga*, etc. — sont associées les unes aux autres d'un point de vue généalogique. Elles partagent la même origine et s'inscrivent dans une continuité filiale qui les relie aux ancêtres primordiaux, la Terre Mère (Papatūānuku) et le Ciel Père (Ranginui) qui donnent naissance au monde. Les humains entretiennent donc un rapport de descendance avec les *taonga*.

En contexte cérémoniel, cette continuité généalogique est constamment mentionnée dans les discours pour que les liens qui unissent les différentes entités du monde ne soient pas oubliés et qu'ils puissent être réactivés, en particulier au début des prises de paroles publiques. Ces discours s'appuient sur un art oratoire dans lequel les orateurs utilisent différents *taonga* pour inspirer, guider, aider et faciliter leurs prises de parole et leurs actions. Les *taonga* agissent alors en qualité d'aide-mémoire, ou plus précisément d'agents au cœur de techniques mnémoniques qui reposent sur l'image et la parole. Des techniques que l'on retrouve ailleurs en Océanie sous d'autres formes (Baron 2022 ; Galliot 2019 ; Orliac et al. 1996 ; Severi 2018).

En français, le concept de *taonga* *tuku iho*, *taonga* dans sa forme abrégée, peut être traduit par 'trésors ancestraux māori', 'effets ancestraux précieux' ou 'trésors culturels'. Considérées comme des choses de valeurs créées par des ancêtres (*tipuna* ou *atua*) et transmises (*tuku*) de génération en génération, ces entités non humaines sont à la fois des biens ancestraux précieux à valeur mémorielle — tels que les pirogues (*waka*), les pendentifs en néphrite (*hei tiki*), les manteaux prestigieux (*kākahu*), etc. —, mais aussi des pratiques culturelles hautement valorisées, telles que l'art du tissage (*whatu*), l'art du tatouage (*tā moko*), l'art de la sculpture sur bois (*whakairo*), etc. (Brown, Ellis & Mane-Wheoki 2025 ; Tapsell 2023).

Contrairement aux humains, les *taonga* peuvent traverser plusieurs générations sans mourir, tout en conservant en eux les savoirs (*mātauranga*) et les souvenirs (*mahara*), ainsi que

⁴ Je traduis ces trois qualités ancestrales par « souffle de vie », « force vitale » et « présence ancestrale ».

les qualités ancestrales, de celles et de ceux qui ont contribué à leur création et à leur diffusion, en plus de leurs qualités ancestrales intrinsèques (Renard 2020). Ils sont par exemple considérés comme *mana*⁵. À ce titre, les *taonga* contribuent à activer des récits (*kōrero*), des savoirs (*mātauranga*) et des relations (*whanaungatanga*). Ils aident aussi les Māori qui les mobilisent tant à l'intérieur qu'à l'extérieur du contexte muséal à affirmer leur *mana* et à défendre la souveraineté et l'autodétermination (*tino rangatiratanga*) des Māori.

En Aotearoa, les *taonga* possèdent un nom personnel et font l'objet de soins rigoureux, fondés sur des connaissances spécifiques associées à des valeurs et des compétences que maîtrisent les spécialistes de la coutume māori (*tikanga*) tels que Hamuera et Naomi. Parmi ces spécialistes, les artistes, les gardiens de trésors ancestraux (*kaitiaki*), les experts en rituels (*tohunga*), les universitaires et les professionnels des musées jouent un rôle primordial (McCarthy 2011 ; Tamara 2024). Ils et elles ont notamment la responsabilité de faire œuvre de *whanaungatanga*, c'est-à-dire de créer et d'activer des liens entre les *taonga*, les ancêtres, la terre et les humains en réactivant les mémoires qui sommeillent dans les *taonga*.

Une recherche multisituée entre Aotearoa Nouvelle-Zélande et la France

Depuis quinze ans, je travaille avec ces spécialistes dans le monde māori et en Europe. Toutes et tous mènent des recherches et des projets auxquels mes propres travaux peuvent contribuer. En travaillant à leurs côtés, j'ai pris conscience de leur besoin d'accéder à davantage d'informations sur les collections françaises et sur les récits des premières rencontres entre Māori et Français⁶. C'est dans cette perspective

que j'ai centré ma recherche postdoctorale sur un ensemble de trésors ancestraux māori acquis lors du voyage de *L'Astrolabe*, corvette de la Marine française commandée par Jules Dumont d'Urville en 1827. Je me suis intéressée en particulier aux circonstances où des liens entre Māori et Français ont pu, ou non, se tisser, se maintenir, voire se briser, ainsi qu'à la manière dont la mémoire de ces liens a été transmise ou perdue, réapparaissant parfois deux cents ans plus tard par l'intermédiaire de différents *taonga*.

Je suis allée à la rencontre d'experts māori⁷ néo-zélandais et français sur les territoires que Dumont

d'Urville et son équipage ont explorés du 14 janvier au 15 mars 1827, dans l'île du Sud et l'île du Nord de Aotearoa (Figure 1). J'ai séjourné dans la baie des Îles, haut lieu des échanges entre Māori et Français (Image 2), ainsi que dans d'autres régions de l'île du Nord et de l'île du Sud, notamment Te Tairāwhiti, Te Tau Ihu (Image 3) et sur la péninsule de Banks⁸.

J'ai parcouru plus de 5 000 kilomètres pour rencontrer des experts dans plus de cinquantes institutions en Aotearoa et en France (musées, galeries, archives, maisons des trésors māori (*whare taonga*), associations, universités et collections privées). Sur place, nous avons étudié diverses traces mémorielles

(Jones & Jenkins 2017 ; Salmond 1991, 1997). Le voyage de l'*Astrolabe* est particulièrement important, car les journaux de bord permettent de suivre en détail les déplacements des personnes et des trésors.

⁷ En 2023, lors du dernier recensement, sur un total de 4 993 923 personnes vivant en Nouvelle-Zélande, 978 246 d'entre elles se sont déclarées d'ascendance māori mixte (soit 19,5 %). Une personne māori s'identifie généralement à plusieurs clans (*hapū*) et à plusieurs tribus (*iwi*). Le système de filiation māori étant indifférencié, une même personne peut se rattacher à différents ancêtres patrilatéraux et matrilatéraux, et ainsi revendiquer une appartenance (*tūrangawaewae*) à de multiples collectifs, mais aussi une filiation à de très nombreux ancêtres qui ne sont pas nécessairement māori, mais peuvent aussi être anglais, irlandais, écossais, français, chinois, samoans, etc.

⁸ En août 1838, le capitaine de baleinier français Jean-François Langlois « achète » la péninsule de Banks (1300 km²) à la tribu Kāi Tahu pour 40 livres sterling. La péninsule de Banks et le village d'Akaroa deviennent alors l'épicentre de la colonisation française en Nouvelle-Zélande.

⁵ Pour les experts avec lesquels je travaille, être *mana*, c'est développer un pouvoir d'agir, ou de renoncer à agir, afin d'assurer le bien-être de toutes et de tous. Dans la littérature, *mana* est synonyme de pouvoir, statut et prestige.

⁶ Ces rencontres, qui eurent lieu entre la fin du XVIII^e siècle et la première moitié du XIX^e siècle, sont contemporaines des premières rencontres entre les Anglais et les Māori

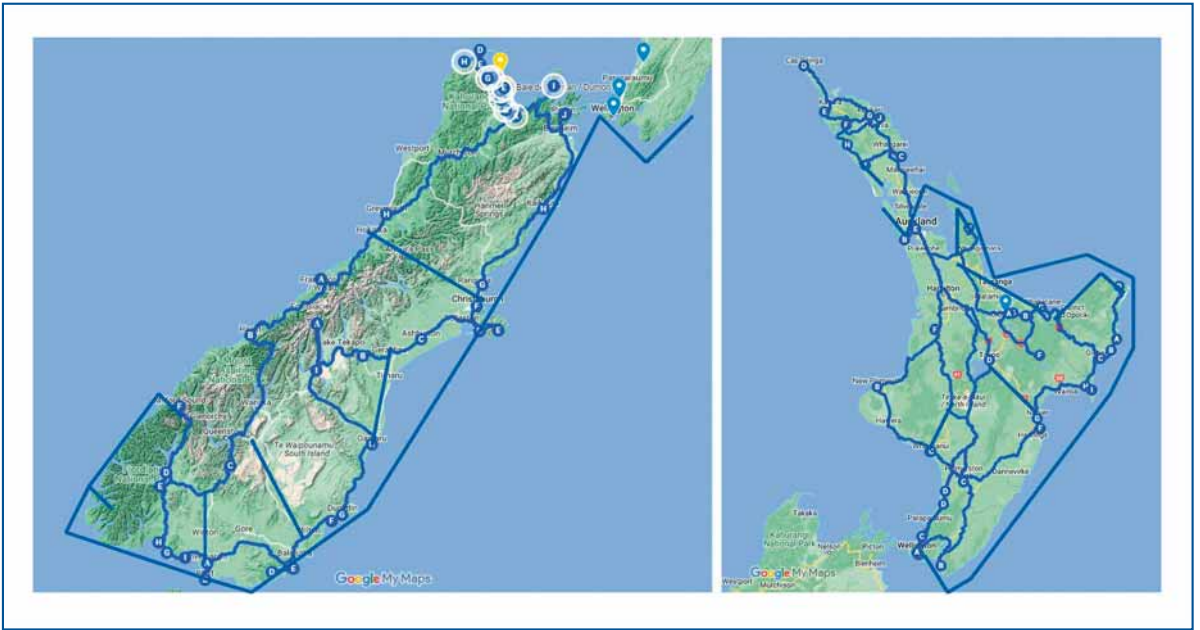


Figure 1 : Décembre 2025. Terrains de recherche de Lisa Renard en Aotearoa Nouvelle-Zélande depuis 2013 (LR à partir de Google maps)

liées au voyage de *L'Astrolabe* : des *taonga*, des toponymes, des manuscrits, des dessins, des aquarelles, des lithographies, des cartes originales, des ouvrages, des atlas et des collections botaniques et zoologiques. J'ai également effectué de nombreux voyages dans d'autres régions où Dumont d'Urville n'a pas jeté l'ancre en 1827, mais qu'il mentionne dans ses écrits.

En langue māori, je décris ma méthodologie de recherche par la phrase « *Kei te whakarongo ki ngā taonga tuku iho ahau* » : j'écoute et je suis, au sens de suivre la trace (*whakarongo*) des trésors ancestraux ; ce qui explique ma grande mobilité à travers Aotearoa et la France, ainsi que dans les musées, les archives ou tout autre lieu où les *taonga* ont pu être créés, transportés et conservés⁹.

De *L'Astrolabe* au musée du quai Branly - Jacques Chirac

En France, les collections associées à Dumont d'Urville et à son voyage de 1827 sont particulièrement

riches en informations de première et de seconde main sur la mémoire du don. Ceci grâce aux archives de l'équipage, aux ouvrages publiés après le voyage et aux récits des populations locales à propos de la présence des Français ; une présence qui se perpétue dans les toponymes. Au nord de l'île du Sud, Dumont d'Urville a ainsi donné le nom d'« île Adèle » à l'île de Motuareronui, en souvenir de son épouse. Ce nom français, ainsi que d'autres (*French Pass*, *d'Urville Island*, etc.), sont non seulement restés dans les mémoires, mais sont encore utilisés sur différents supports iconographiques, dont des dessins et des cartes routières ou maritimes.

En 1827, lors du voyage de *L'Astrolabe* le long des côtes néo-zélandaises, les circulations de savoirs, de personnes et de trésors sont particulièrement nombreuses. Pendant soixante-huit jours, des centaines de Māori, à bord de soixante-dix pirogues (*waka*), se rendent aux abords et sur le pont du navire pour interagir avec l'équipage français, pendant des périodes allant de quelques heures à plusieurs jours. Certains Māori aident par ailleurs les Français à naviguer dans les eaux néo-zélandaises, en les guidant vers des mouillages abrités et en faisant office de pilotes (Dumont d'Urville 1830 ; Lesson 2022).

⁹ Là, je pratique l'observation participante et la participation observante, que je combine à de longs entretiens semi-directifs et non directifs. L'une des particularités de ma méthode de recherche réside dans l'utilisation que je fais des images que je produis (image 3). Je crée des photographies, des dessins et des vidéos que je partage et analyse avec mes interlocuteurs, *in situ* et à distance.

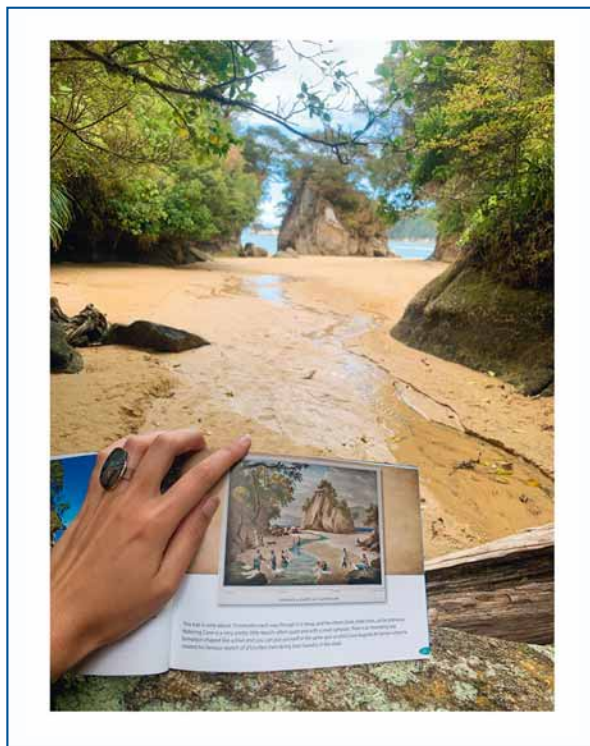
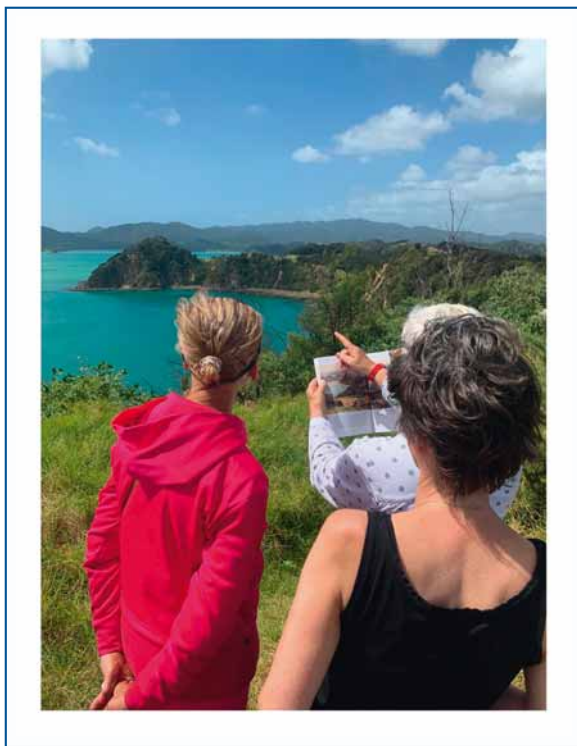


Image 2 (gauche) : Mars 2024. Alison Jones, Deb Rewiri et Bettina Fritzsche à Kahuwera, dans la baie des Îles, où l'équipage de *L'Astrolabe* séjourna en mars 1827 (LR). **Image 3 (droite) :** Février 2024. Plage de l'Observatoire, au nord de l'île du Sud, où *L'Astrolabe* jeta l'ancre en janvier 1827 (LR)

Lors de ces rencontres, les membres de l'équipage français acquièrent divers *taonga*, la plupart sont échangés contre des objets en fer, des crochets, des haches et des couteaux, mais surtout contre des vêtements de couleur rouge ou de couleur bleue. Dumont d'Urville interdit le vol de trésors, mais les journaux du capitaine et d'autres membres de l'équipage révèlent qu'un vol a été commis par un groupe de marins le 15 janvier 1827, près de *Separation Point* (dans la baie de Tasman), dans ce qui semblait être, pour les Français, un village māori (*pā*) « désert ». Le capitaine les réprimande et regrette de ne pas pouvoir restituer les trésors volés. Il décide néanmoins de les conserver pour les confier à la collection du roi à son retour en France accompagnés d'autres *taonga* qu'il a lui-même échangés au fil du voyage (Dumont d'Urville 1830 ; Renard et Risjeterre 2025). Malheureusement, les journaux des membres de l'équipage ne précisent pas quels *taonga* ont été volés. Parmi les multiples *taonga* de la collection Dumont d'Urville au mqB-JC, il est donc difficile de savoir lesquels ont été échangés, donnés ou dérobés.

La lecture des journaux de l'équipage révèle par ailleurs que les Français sont conscients du déséquilibre des échanges qu'ils établissent avec les Māori, comme le souligne Pierre-Adolphe Lesson, chirurgien et botaniste sur *L'Astrolabe* :

« Nous rîmes bien en voyant l'un des chefs, qui en avait un [manteau] exceptionnellement beau en Phormium, accepter une mauvaise chemise de maître voilier, après avoir refusé l'un de ces grands couteaux destinés aux Papous, ou une hache que le commandant lui offrait. Il paraît que le rouge était une couleur recherchée, car pour un mouchoir de cette couleur, l'un des chefs donna son manteau. Enfin ils n'avaient plus rien quand il fallut se séparer, excepté l'un de ceux que nous regardions comme chef, qui persista jusqu'au bout » (Lesson 2022 : 246-247).

La couleur rouge revêt une importance considérable dans le monde māori (Brown, Ellis & Mane-Wheoki 2025 ; Renard 2020). Il ne faut donc pas sous-estimer la valeur que les Māori ont pu accorder à cet échange, comme me l'ont fait remarquer mes interlocuteurs sur le terrain, soulignant

l'agentivité de leurs ancêtres, comme d'autres experts autochtones peuvent le faire en Kanaky Nouvelle-Calédonie, en Polynésie française et ailleurs (Kasarherou et al. 2017 ; Nyssen 2026).

En plus d'aider à la navigation et d'échanger leurs trésors, les personnes māori partagent avec l'équipage leurs savoirs (*mātauranga*) à propos des lieux, de la langue, des coutumes et des pratiques māori sur lesquels le capitaine et d'autres, tels que Lesson, ont écrit. Les Māori fournissent aussi de l'eau, de la nourriture, du bois pour les réparations, des fibres pour les cordages, et bien d'autres *taonga* sans lesquels les Français auraient difficilement pu poursuivre leur voyage. Les hommes, les femmes et les enfants māori perpétuent ainsi une longue tradition d'hospitalité (*manakitanga*) et d'échanges (*taonga tauhokohoko*) avec les étrangers (Jones & Jenkins 2017 ; Salmond 1991, 1997 ; Renard & Risjeterre 2025). Certaines femmes montent également à bord. Elles échangent leur temps, leurs *taonga* et parfois leur corps. Cet échange se fait souvent, mais pas toujours, contre des morceaux de tissu, des perles, des hameçons et d'autres petits objets en métal (Dumont d'Urville 1830 : 171-172 ; Lesson 2022 : 294).

Avant d'arriver au mqB-JC en 2001, les *taonga* acquis lors du voyage de *L'Astrolabe* ont été conservés dans des collections privées et dans de nombreuses institutions françaises telles que le musée de Marine du Louvre, le musée d'Archéologie Nationale (anciennement musée des Antiquités Nationales de Saint-Germain-en-Laye) et le musée National des Arts d'Afrique et d'Océanie à Paris. Lors de chaque déménagement, les numéros d'inventaire sont amenés à changer et les connaissances associées aux *taonga* courent le risque d'être perdues (Beltrame 2015). Il faut alors retracer les réseaux des membres d'équipage, des conservateurs et des collectionneurs, dans l'espoir de redécouvrir d'autres *taonga* en France ou de se souvenir de ceux perdus à jamais. C'est malheureusement le sort de ceux donnés par Dumont d'Urville au musée de Caen au XIX^e siècle, détruits lors des bombardements de la Seconde Guerre mondiale¹⁰.

¹⁰ Seules des photographies d'une partie des collections māori subsistent, le reste a été réduit en cendres, y compris les *taonga*.

Les techniques mnémoniques et la mémoire du don

Dans les musées français, les techniques mnémoniques utilisées pour raviver les mémoires liées aux *taonga* s'appuient principalement sur les objets eux-mêmes ainsi que sur des documents écrits tels que des inventaires, des ouvrages, des lettres, des dessins et des photographies, et plus rarement sur des analyses au microscope ou au carbone 14 (Beltrame 2015 ; Nyssen 2026). Malgré ces supports écrits, iconographiques ou matériels, la transmission orale des savoirs sur l'histoire des collections est indispensable pour réussir à retrouver la mémoire du don d'un trésor. L'aide des professionnels des musées¹¹, en France comme à l'étranger, s'avère alors cruciale, surtout lorsqu'il s'agit de mener des recherches sur le contexte d'acquisition des objets.

Ces recherches de provenance permettent non seulement aux populations autochtones de renouer avec les trésors ancestraux qui ont quitté leur pays, mais aussi avec leurs ancêtres, comme ce fut le cas en 2012, lors de la restitution par la France de vingt têtes momifiées (*toi moko*) à l'État néo-zélandais (Jean 2022). Ces recherches peuvent alors conduire à l'émergence de relations d'une importance considérable lorsqu'il s'agit d'envisager la restitution de restes humains et de biens ancestraux précieux à valeur mémorielle.

En Aotearoa, les techniques mnémoniques que j'ai observées sur le terrain s'articulent autour du partage d'histoires *in situ*. Ces techniques s'appuient principalement sur la description des caractéristiques du paysage environnant, la récitation des noms des lieux et des ancêtres, l'apprentissage de chants et de danses cérémonielles (*waiata* et *haka*) par répétition, ainsi que sur l'utilisation des *taonga*. Les figures sculptées sur les maisons de réunion (*wharenui*) sont par exemple utilisées comme source d'inspiration ou comme aide-mémoire lors des discours (Descola 2021 : 650-651), tout comme peuvent l'être les motifs peints (*kōwhaiwhai*), les motifs des nattes fines (*whariki*) et des panneaux

¹¹ Je tiens à remercier Awhina Tamarapa, Wonu Veys, Stéphanie Leclerc-Caffarel, Marie-Laurence Bouvet, Magali Melandri, Constance de Monbrison, Claude Stéfani, Séverine Bompays, Gaye Sculthorpe, Pamela Lovis, Paula Legel, Sophie White, Rowan Light, Amber Aranui et Simon Jean-Nebache pour leur aide.

tressés (*tukutuku*) à l'intérieur de ces mêmes maisons, ainsi que les motifs tatoués (*moko*), les pendentifs (*hei tiki*), les armes (*patu*), les cannes des orateurs (*tokotoko*), les sacs (*kete*) ou encore les manteaux prestigieux (*kākahu*), parmi d'autres *taonga*. Des supports iconographiques ou écrits, comme des inventaires de musées partagés sur Internet, des ouvrages, des archives, ainsi que des lithographies et des peintures acquises à l'étranger, des photographies, des enregistrements sonores et des films peuvent aujourd'hui contribuer à réactiver la mémoire du don.

C'est ainsi qu'au mqB-JC, Hamuera et Naomi ont utilisé des photographies de *taonga* similaires à ceux présents dans la salle de consultation pour nous montrer les spécificités régionales liées à la création des manteaux à bordures géométriques (*kaitaka paepaeroa*), rapportés par Dumont d'Urville (Image 1).

Les détails du tissage au doigt (*whatu*) des bandes horizontales teintées (*mai muka*) qui ornent le corps de ces manteaux sont alors devenus autant d'indices

nous permettant d'affiner le contexte de leur acquisition dans la baie de Tasman, au nord de l'île du Sud. Selon les journaux de bord de *L'Astrolabe*, l'équipage y a en effet réalisé ses premiers échanges avec les populations Māori en janvier 1827 (Dumont d'Urville 1830 ; Lesson 2022).

Toutefois, en écoutant Hamuera, Naomi et d'autres interlocuteurs māori, il apparaît que dans les musées européens une mémoire fondamentale manque : celle du nom personnel des *taonga*, ainsi que le nom de celles et ceux qui les ont créés, échangés et en ont pris soin, sans compter le nom des lieux qu'ils ont traversés. Dans la culture māori, un *taonga* est conçu pour voyager de génération en génération, en conservant son nom propre, le souvenir de ses circulations et la mémoire du nom de ses créateurs et de ses donateurs. Il peut éventuellement, mais pas obligatoirement, revenir à sa terre d'origine, comme Mauss l'avait pressenti dans l'extrait suivant, avant de se perdre dans la « magie » du hau :

« Accepter quelque chose de quelqu'un, c'est accepter quelque chose de son essence spirituelle, de son âme. [...] Cette chose donne prise magique et religieuse sur vous. Enfin, cette chose donnée n'est pas inerte. Animée, souvent individualisée, elle tend à rentrer à ce que Hertz appelait son « foyer d'origine », ou à produire, pour le clan, et le sol dont elle est issue, un équivalent qui la remplace » (Mauss 2012 : 82).

In *Te Ao Māori*, ce qui doit toujours revenir, autrement dit ce qui doit être transmis de génération en génération (*tuku iho*), au-delà des *taonga* eux-mêmes : c'est la mémoire du don.

Conclusion

Lors du premier rassemblement des expertes tisseuses auquel j'ai participé en 2013 sur l'île du Nord de Aotearoa Nouvelle-Zélande, à Kawerau, j'avais été marquée par Tamahou Temara¹² écri-

vant sur une fine feuille de papier le nom de chaque personne ayant fait un don (*koha*). Lorsque je lui ai demandé ce qu'il écrivait, il m'a répondu : « Les noms de celles et de ceux qui ont fait

un don, accompagnés des noms des *taonga* offerts, afin que nous n'oublions pas ! ».

Dans le cas des *taonga* actuellement conservés en France, les musées peuvent aussi contribuer à entretenir et à réactiver la « mémoire du don », c'est-à-dire le souvenir des relations que ces trésors ancestraux portent en eux, notamment en soutenant la recherche de provenance. Cette réactivation est aujourd'hui essentielle pour conserver, restaurer, étudier et enrichir les collections, mais aussi pour favoriser l'accès des populations autochtones à leurs *taonga* et ainsi œuvrer au dialogue des mémoires. Un travail collaboratif réel entre experts autochtones et professionnels de musées (Renard & Tamarapa 2025), dans une perspective décoloniale assumée, permettra alors d'envisager les circulations

¹² Tamahou Temara est le directeur général de l'association Toi Maori Aotearoa qui œuvre à la promotion des arts et des artistes māori en Aotearoa et à l'international.

passées, présentes et futures de ces trésors ancestraux, afin d'établir de nouvelles relations fondées sur la confiance et le respect.

Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen pour son soutien, ainsi que la faculté des lettres de l'université d'Auckland et Prof. Ngarino Ellis. Je tiens également à rendre hommage aux nombreux experts, professionnels des musées et des archives, ainsi qu'aux artistes māori qui travaillent avec moi depuis des années aux côtés des *taonga*. *Ngā mihi nui !* Enfin, j'aimerais exprimer ma gratitude à Garance Nyssen, Marie-Josée Renard, Quentyn Risjterre et J-Y Bart pour leur aide précieuse.

Bibliographie

- Baron, J. (2022). «'Désapprendre à voir' en Mélanésie. Perception visuelle et pratiques rituelles dans le nord du Vanuatu». *Annales de la Fondation Fyssen*, no. 37: 11-21
- Beltrame, T.N. (2015). «Creating New Connections: Objects, People, and Digital Data at the Musée Du Quai Branly». *Anuac* 4, no. 2: 106-129.
- Best E. (1977 [1909]). *Forest Lore of the Māori*. E. C. Keating.
- Brown, D., Ellis, N. & J., Mane-Wheoki. (2025). *Toi Te Mana: An Indigenous History of Maori Art*. University of Chicago Press.
- Descola, P. (2021). *Les Formes du visible*. Le Seuil.
- Dumont d'Urville, J. (1830). *Voyage de la corvette L'Astrolabe exécuté par ordre du roi, pendant les années 1826-1827-1828-1829*. J. Tatsu.
- Firth, R. (1959). *Economics of the New Zealand Maori*. R.E. Owen.
- Galliot, S. (2019). *Le tatouage samoan : un rite polynésien dans l'histoire*. CNRS.
- Godelier, M. (1996). *L'énigme du don*. Flammarion.
- Graeber, D. (2001). *Toward an Anthropological Theory of Value: The False Coin of Our Own Dreams*. Palgrave Macmillan.
- Henare Salmond, A. (2005). *Museums, Anthropology and Imperial Exchange*. Cambridge University Press.
- Iteanu, A. (2004). « Le *hau* entre rituel et échange ». *Revue du MAUSS* 23, no. 1 : 334-352.
- Jean, S. (2022). *New Eyes on Curios: The Acquisition and Repatriation of Toi Moko between France and New Zealand as a Postcolonial Approach to Museum Practice*. PhD in Museum and Heritage Studies, Victoria University of Wellington.
- Jones, A. & Jenkins, K. (2017). *Tuai A Travel in Two Worlds*. Bridget Williams Books.
- Kasarherou, E., Sculthorpe, G., Thomas N., Coté, M., & Négri, V. (2017). « Dialogue des cultures et circulations des œuvres ». *Les actes de colloques du musée du quai Branly Jacques Chirac*, no. 8.
- Lesson, P-A. & Di Piazza, A. (2022). *L'Astrolabe : Récit du voyage*. Indes Savantes.
- Liebersohn, H. (2011). *The Return of the Gift: European History of a Global Idea*. Cambridge University Press.
- Mauss, M. (2012 [1925]). *Essai sur le don : forme et raison de l'échange dans les sociétés archaïques*. Quadrige/PUF.
- McCarthy, C. (2011). *Museums and Māori: heritage professionals, indigenous collections, current practice*. Te Papa Press.
- Nyssen, G. (2026). «Provenance Research Beyond the Museum: A Multi-Sited Process Between Communities, Collections and Institutions». *Museum International*, no. 77 (3-4): 36-37.
- Orliac, C., Orliac, M., & Julien, M. (1996). *Mémoire de pierre, mémoire d'Homme. Tradition et archéologie en Océanie, hommage à José Garanger*. Publications de la Sorbonne.
- Prytz Johansen, J. (2012 [1954]). *The Maori and His Religion in Its Non-Ritualistic Aspects*. Haubooks.
- Renard, L. (2020). *L'art de tisser des liens chez les Māori de Nouvelle-Zélande Aotearoa : Analyse des relations entre les vivants et leurs ancêtres par l'intermédiaire des manteaux māori (kāhahu) en qualité de trésors ancestraux (taonga)*. Thèse de doctorat en anthropologie sociale et culturelle, Université de Strasbourg.
- Renard, L., & Risjeterre, Q. (2025). *Rencontres Désantipodes, Disantipodean Encounters*. En-deçà-d'ici.

• Renard, L., & Tamarapa, A. (2025). « Sans la pousse de harakeke, où chantera le korimako ? Kaitiakitanga (sauvegarde, tutelle et protection) dans le monde māori », *Recherches & éducations*, (30-31).

• Sahlins, M.D. (1970). «The Spirit of the Gift: Une Explication de Texte». Dans *Échanges et communications, mélanges offerts à Claude Lévi-Strauss à l'occasion de son soixantième anniversaire*, édité par Claude Lévi-Strauss, Jean Pouillon, et Pierre Maranda. Mouton.

• Salmond, A.(1975). *Hui: A Study of Maori Ceremonial Gatherings*. A.H. & A.W. Reed.

• —.(1991). *Two Worlds: First Meetings between Maori and Europeans, 1642-1772*. University of Hawai'i Press.

• —. (1997). *Between Worlds: Early Exchanges Between Maori and Europeans, 1773-1815*. University of Hawai'i Press.

• Severi, C. (2018). « Arts de la mémoire et traditions orales ». Dans *Les arts de la mémoire et les images mentales*, édité par Alain Berthoz et John Scheid. Conférences. Collège de France.

• Somerville, A. T. P. (2022). *Always Italicise: How to write while colonised*. Auckland University Press.

• Stewart, G. (2017). «The «Hau» of Research: Mauss Meets Kaupapa Māori». *Journal of World Philosophies* 2: 1-11.

• Tamarapa, A. (2024). *Whatua Mai Te Aho: The Role of Museums in the Maintenance of Māori Weaving As a Living Cultural Practice*. PhD in Museum and Heritage Studies, Victoria University of Wellington.

• Tapsell, P. (2023). *Kāinga: People, Land, Belonging*. Bridget Williams Books

• —. (1997). «The Flight of Pareraututu: An Investigation of Taonga from a Tribal Perspective». *The Journal of the Polynesian Society*: 323–374.

• Tcherkézoff, S. (2012). «More on Polynesian gift-giving: The Samoan sau and the fine mats (toonga), the Maori hau and the treasures (taonga)». *HAU: Journal of Ethnographic Theory* 2 (2): 313-324.

• Weiner, Annette B. (1992). *Inalienable possessions: the paradox of keeping-while-giving*. University of California Press.

Introduction

On 16 September 2024, at the musée du quai Branly – Jacques Chirac (mqB-JC) in Paris, Naomi Aporo Manihera and Hamuera Manihera¹³ were welcomed by curators Stéphanie Leclerc-Caffarel and Magali Melandri in one of the consultation rooms, where a dozen ancestral Māori treasures¹⁴ (taonga¹⁵) were laid out on two large white tables (Image 1). Taken to France by Jules Dumont d'Urville and his crew following their three-month voyage aboard *L'Astrolabe*, in 1827, along the New Zealand coast, these *taonga* have been dormant in museum collections for nearly two centuries. Upon entering the room, Hamuera initiated a ritual chant (karakia), which serves as a call to the ancestors present, indicating our arrival. This type of prayer or incantation, which precedes any encounter between the living and the cosmos in the Māori world, enables ritual experts to greet the entities present, both human and non-human, including the *taonga*. This practice is also a means to express gratitude to ancestral entities for welcoming the living and to invite them to watch over those present. The atmosphere, which had been light-hearted until then, became solemn.

Thus, Hamuera invited us to enter what I refer to as the 'Māori sociocosmic space' (Renard 2020). This is a conceptual and practical framework which, in the context of Māori ceremonies, allows the society of the living and the cosmos to come together in a space that is not limited by geographical or temporal boundaries. Within this space, the two hundred years separating the last moments when these *taonga* were

¹³ Hamuera Manihera is an expert weaver (*tohunga whatu*) and curator of the *taonga* collection at the Nelson Provincial Museum. Naomi Aporo-Manihera is a researcher (*kairanga-hau*) and photographer (*kaiwhakaahua*).

¹⁵ I use the word 'Māori' in its invariable form in order to overcome any distinction of gender (feminine or masculine), which does not exist in the Māori language (*te reo Māori*).

¹⁶ In this English version of my original article in French, I have chosen not to italicise Māori names. To learn more about decolonising academic writing see Somerville 2022.



Image 1: September 2024. Paris, musée du quai Branly – Jacques Chirac, Hamuera Manihera, Naomi Aporo Manihera, Stéphanie Leclerc-Caffarel and Magali Melandri gathered around a Māori cloak taken to France by Dumont d’Urville in the 19th century (LR)

wrapped in Māori language and the present merge, giving way to an emotional reunion between the living and their ancestors, more than 18,900 kilometers from Aotearoa New Zealand. In Paris, it is in this sociocosmic space that Naomi, Hamuera, Stéphanie, Magali and I spent several hours working with ancestral treasures whose memories gradually emerged as they came into contact with their descendants coming from the land of the long white cloud: Aotearoa.

These moments of encounter between ancestors and the living, which are very common in Māori world, are extremely rare in Europe. The presence of Naomi and Hamuera at the mqB-JC demonstrates the desire of māori experts to retrace the journey of taonga that were taken from their country. Additionally, it exemplifies the importance of museum teams’ commitment to ensuring access for Indigenous peoples to culturally significant collections. Furthermore, it underscores the necessity for museum profes-

sionals to work with Indigenous experts in order to shed light on the circulation and context of acquisition of these ancestral treasures through a process of ‘provenance research’ (Henare Salmond 2005; McCarthy 2007; Nyssen 2026; Tamarapa 2024).

Prior to this encounter between Hamuera, Naomi, Stéphanie and Magali, and throughout my postdoctoral research at the University of Auckland (2023-2025), I researched the mnemonic qualities of taonga housed in French museums. The following question then arose: in order to offer a more detailed analysis of Māori gift-giving, wouldn’t it be best to focus on ‘the memory of the gift’ rather than the ‘spirit of the gift’ proposed by Marcel Mauss?

From Best to Stewart via Mauss, Weiner and Tapsell: the question of the hau

Since the work of Elsdon Best in 1909, followed by Marcel Mauss in 1925, the taonga circulation

system has been of great interest to ethnologists and anthropologists (Firth 1959 [1929]; Godelier 1996; Graeber 2001; Itéanu 2004; Liebersohn 2011; Renard 2020; Sahlins 1970; Tcherkézoff 2012; Weiner 1992). Their interest in Māori society and culture has mainly crystallised around the concept of hau, as explained by Tamati Ranapiri in a discussion with Elsdon Best in 1909 about the hau of the forest. Translated by ethnolinguist Bruce Biggs in the 1960s, later published by Marshall Sahlins in 1972, this translation remains the standard reference today. Here is an abbreviated version:

“Now, you have something valuable which you give to me. We have no agreement about payment. Now, I give it to someone else, and, a long time passes, and that man thinks he has the valuable, he should give some repayment to me, and so he does so. Now, that valuable which was given to me, that is the hau of the valuable which was given to me before. I must give it to you. It would not be correct for me to keep it for myself, whether it be something very good, or bad, that valuable must be given to you from me. Because that valuable is a hau of the other valuable. If I should hang onto that valuable for myself, I will become mate [sick or dead]. So that is the hau—hau of valuables, hau of the forest.” (Sahlins 1972: 152).

Drawing on the example of the hau of the forest, Mauss developed a general theory in the 1920s on the obligation to give, receive and return valuable objects. Often referred to as the ‘theory of gift and counter-gift’, Mauss underlined the importance of the ‘spirit of the given thing’ to interpret the concept of hau (Mauss 2012 [1925]: 77–82). In 2017, Māori researcher Georgina Stewart showed that Mauss had largely misinterpreted the concept of hau taonga:

“The esoteric meaning of hau is the detectable movement of spiritual force, carried by the acts, intentions and associated objects, of those with whom we interact. Hence, the thing someone gives us, in return for a valuable we were given in the first place, carries the spiritual force or memory of those relationships, and is referred to metaphorically as the hau taonga.” (Stewart 2017: 6-7).

After Mauss’s ‘spiritual’ interpretation of the hau (Godelier 1996: 69-78), studies on the hau have mainly focused on the question of reciprocity in the Māori exchange system, followed by Weiner’s (1992) concept of ‘inalienable possessions’. However, the latter was strongly criticised by Māori researcher Paora Tapsell (1997). In addition to Weiner’s significant confusion between the concepts of hau, mauri and wairua¹⁶, as well as her limited view of taonga, which she reduces to tangible treasures of a textile nature (Ibid.), Tapsell highlighted Weiner’s serious error in translating taonga as ‘possessions’, as he explains: “What is owned, perhaps, is the obligation and responsibility passed down by ancestors requiring descendants to protect, interpret, manage and transmit the kin group’s taonga to future generations” (Tapsell 1997: 362).

It seems to me that Mauss and Weiner missed one of the most important aspects of the taonga circulation system, which I call “the memory of the gift”. In the Māori world (Te Ao Māori), when taonga are exchanged or handed down through generations, they become imbued with knowledge, discourse and stories related to natural elements, other taonga, and the human and non-human entities with which they may interact as they circulate (Renard and Risjeterre 2025). It is then that a ‘relational agency’ can be recognised by ritual specialists. It is especially the case, on the clan or tribal meeting space (marae), during large gatherings (hui), the relationships between the different entities of the sociocosmic space are established or expressed in a somewhat spectacular manner (Prytz Johansen 2012 [1954]; Salmond 1975). Taonga not only serve to highlight these relationships, but also facilitate communication, understanding and memorisation of tribal history, as well as the identification of the various members of the collectives essential to the weaving of relationships. It is in such circumstances that taonga are most frequently mobilised and circulate most visibly as agents, vectors, mediums and motifs of relationships between people and between the living and their ancestors (Renard 2020).

¹⁶ I translate these three ancestral qualities as ‘breath of life’, ‘vital force’ and ‘ancestral presence’.

The mnemonic qualities of Māori ancestral treasures (taonga)

In Māori ontology, all entities that make up the world – ancestors, humans, mountains, rivers, plants birds, taonga, etc. – are genealogically related to one another. They share the same origin and are part of a filial continuity that connects them to the primordial ancestors, Mother Earth (Papatūānuku) and Father Sky (Ranginui), who gave birth to the world. Humans therefore have a relationship of descent with taonga.

In ceremonial contexts, this genealogical continuity is constantly mentioned in speeches to ensure that the links between the different entities of the world are not forgotten and can be reactivated, particularly at the beginning of public addresses. These speeches are based on an art of oratory in which speakers use different taonga to inspire, guide, assist and facilitate their speeches and actions. The taonga then act as memory aids, or more precisely as agents at the heart of mnemonic techniques based on images and words, which are found elsewhere in Oceania under other forms (Baron 2022; Galliot 2019; Orliac et al. 1996; Severi 2018).

In English, the concept of taonga *tuku iho*, taonga in its abbreviated form, can be translated as 'Māori ancestral treasures', 'treasured ancestral belongings' or 'cultural treasures'. Considered as valuable items created by ancestors (*tipuna* or *atua*) and passed down (*tuku*) from generation to generation, these non-human entities are both precious ancestral heritage with sentimental value – such as canoes (*waka*), nephrite pendants (*hei tiki*), prestigious cloaks (*kākahu*), etc. – but also highly valued cultural practices such as the art of weaving (*whatu*), the art of tattooing (*tā moko*), the art of wood carving (*whakairo*), etc. (Brown, Ellis & Mane-Wheoki 2025; Tapsell 2023).

Unlike humans, taonga can cross several generations without dying, while retaining within them the knowledge (*mātauranga*) and memories (*mahara*) of those who contributed to their creation and transmission, in addition to their intrinsic ancestral qualities (Renard 2020). They are,

“Taonga contribute to the activation of stories (*kōrero*), knowledge (*mātauranga*) and relationships (*whanaungatanga*).”

for example, considered to be *mana*¹⁷. As such, taonga contribute to the activation of stories (*kōrero*), knowledge (*mātauranga*) and relationships (*whanaungatanga*). They also help Māori, who mobilise them both inside and outside the museum context, to assert their *mana* and defend the sovereignty and self-determination (*tino rangatiratanga*) of the Indigenous people of Aotearoa (*tangata whenua*).

In Aotearoa New Zealand, taonga have individual names and are cared for with great care, based on special knowledge and skills mastered by specialists in Māori custom (*tikanga*) such as Hamuera and Naomi. Among these specialists, artists, guardians of ancestral treasures (*kaitiaki*), ritual experts (*tohunga*), academics and museum professionals play a key role (McCarthy 2011; Tamarapa 2024). They

are responsible, in particular, for *whanaungatanga*, i.e. creating and activating links between taonga, ancestors, the land and humans. To do this, they reactivate memories that lie dormant in the taonga.

A multi-sited research project between Aotearoa New Zealand and France

For fifteen years, I have been working with these specialists, both within the Māori world and beyond. These professionals conduct research and projects to which my own work can contribute. Working alongside them made me aware of their need for access to more information about French collections and accounts of the first encounters between Māori and French people¹⁸. With this in mind, I focused my post-doctoral research on a collection of Māori ancestral treasures acquired during the voyage of

¹⁷ For the experts I work with, being *mana* means developing the power to act, or to refrain from acting, in order to ensure the well-being of all. In the literature, *mana* is synonymous with power, status and prestige.

¹⁸ These encounters, which took place between the late 18th century and the first half of the 19th century, were concurrent with the first encounters between English and Māori people (Jones & Jenkins 2017; Salmond 1991, 1997). The *Astrolabe's* voyage is particularly important because the logbooks allow us to follow in detail the movements of people and treasures.

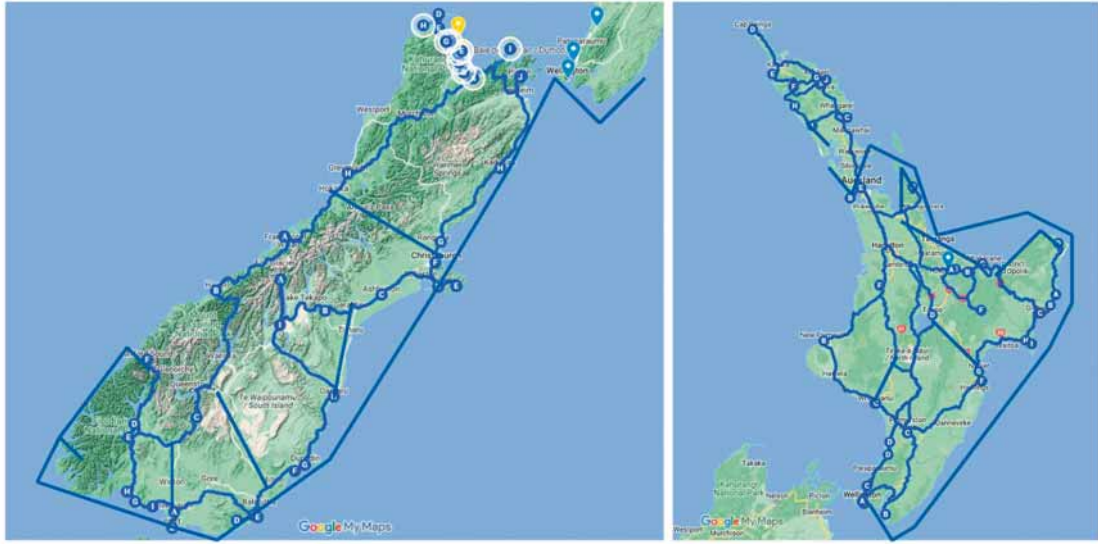


Figure 1: December 2025. Lisa Renard's research journeys in Aotearoa New Zealand since 2013 (LR from Google Maps)

L'Astrolabe, a French Navy corvette commanded by Jules Dumont d'Urville in 1827. I am particularly interested in the circumstances in which ties between Māori and French people may or may not have been forged, maintained or even broken, as well as how the memory of these ties has been passed on or lost, sometimes reappearing two hundred years later through various taonga.

I travelled to meet Māori¹⁹ New Zealand and French experts in the territories that Dumont d'Urville and his crew explored from 14 January to 15 March 1827 in the South Island and North Island of Aotearoa (Figure 1). I stayed in the Bay of Islands, a major centre of exchange between Māori and French people (Image 2), as well as in other regions of the North and South Islands,

including Te Tairāwhiti, Te Tau Ihu (Image 3) and the Banks Peninsula²⁰.

I travelled more than 5,000 kilometres to meet experts in more than fifty institutions in Aotearoa and France (museums galleries, archives, Māori treasure houses (whare taonga), associations, universities and private collections). On site, we studied various traces of memory related to the voyage of L'Astrolabe: taonga, place names, manuscripts, drawings, watercolours, lithographs, original maps, books, atlases, and botanical and zoological collections. I also made numerous trips to other regions where Dumont d'Urville did not drop anchor in 1827, but which he mentions in his writings.

In the Māori language, I describe my research methodology with the phrase "Kei te whakarongo ki ngā taonga tuku iho ahau: I listen and follow, in the sense of following (whakarongo) the ancestral treasures trail"; which explains my great mobility throughout Aotearoa and France, as well as in museums, archives or any other place

¹⁹ In 2023, according to the latest census, out of a total of 4,993,923 people living in New Zealand, 978,246 declared themselves to be of mixed Māori ancestry (19.5 %). A Māori person generally identifies with several clans (hapū) and tribes (iwi). Since the Māori system of descent is undifferentiated, the same person can be linked to different patrilineal and matrilineal ancestors, and thus claim membership (tūrangawaewae) in multiple communities, but also descent from many ancestors who are not necessarily Māori, but may also be English, Irish, Scottish, French, Chinese, Samoan, Tongan, etc.

²⁰ In August 1838, French whaling captain Jean-François Langlois "purchased" Banks Peninsula (1,300 km²) from the Kāi Tahu tribe for £40. Banks Peninsula and the village of Akaroa then became the epicentre of French colonisation in New Zealand.

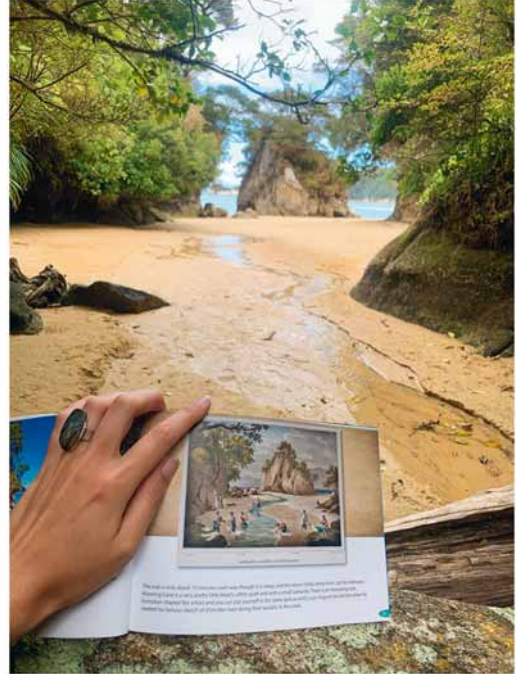


Image 2 (left): March 2024. Alison Jones, Debra Rewiri and Bettina Fritzsche at Kahuwera, in the Bay of Islands, where the crew of *L'Astrolabe* stayed in March 1827 (LR). **Image 3 (right):** February 2024. Observatory Beach, north of the South Island, where *L'Astrolabe* anchored in January 1827 (LR).

where taonga may have been created, transported and housed²¹.

From *L'Astrolabe* to the Musée du quai Branly - Jacques Chirac

In France, the collections associated with Dumont d'Urville and his 1827 voyage are particularly rich in first- and second-hand information about the memory of the gift. This is thanks to the crew's archives, works published after the voyage, and accounts by local populations about the French presence, the memory of which lives on in place names. In the north of the South Island, Dumont d'Urville named Motuareronui Island 'Île Adèle' in memory of his wife. This

French name, along with others (French Pass, d'Urville Island, etc.), has not only remained in people's memories, but is still used today in various iconographic media, including drawings and road and maritime maps.

In 1827, during the voyage of *L'Astrolabe* along the coast of Aotearoa New Zealand, there was a remarkable circulation of knowledge, people and treasures. For sixty-eight days, hundreds of Māori, aboard seventy canoes (waka), visited the vicinity and the deck of the ship to interact with the French crew, for periods ranging from a few hours to several days. Some Māori also helped the French navigate New Zealand waters, guiding them to sheltered anchorages and acting as pilots (Dumont d'Urville 1830; Lesson 2022).

During these encounters, the French crew members acquired various taonga, most of which were exchanged for iron objects, hooks, axes and knives, but above all for red and blue clothing. Dumont d'Urville forbade the theft of treasures, but the captain's and other crew members' jour-

²¹ There, I practise participant observation and observant participation, which I combine with long semi-structured and open-ended interviews. One of the distinctive features of my research method is my use of the images I produce (image 3). I create photographs, drawings and videos that I share and analyse with my interlocutors, both in situ and remotely.

nals reveal that a theft was committed by a group of sailors on 15 January 1827, near Separation Point (in Tasman Bay), in what appeared to the French to be a “deserted” Māori village (pā). The captain reprimanded them and regretted not being able to return the stolen treasures. Nevertheless, he decided to keep them and entrust them to the king’s collection upon his return to France, along with the other taonga that he himself had exchanged during the voyage (Dumont d’Urville 1830; Renard and Risjeterre 2025). Unfortunately, the journals do not specify which taonga were stolen. Among the many taonga in the Dumont d’Urville collection at the mqB-JC, it is therefore difficult to tell which ones were exchanged, given or stolen.

The crew’s journal reveal that the French were aware of the unbalanced nature of their exchanges with the Māori, as pointed out by Pierre-Adolphe Lesson, surgeon and botanist on L’Astrolabe:

“We had a great laugh when we saw one of the chiefs, who had an exceptionally fine Phormium [cloak], accept a bad shirt from the master sailmaker, after refusing one of the large knives intended for the Papuans, or an axe, which the commander offered him. It seems that red was a sought-after colour, because for a handkerchief of this colour, one of the chiefs gave his cloak. Finally, they had nothing left when it was time to part, except for one of those whom we regarded as the chief, who persisted until the end.” (Lesson, 2022: 246-247, translated by Lisa Renard).

The colour red is of considerable importance in Māori world (Brown, Ellis & Mane-Wheoki 2025; Renard 2020). The value that Māori may have placed on this exchange should therefore not be underestimated, as my interlocutors in the field often point out to me, emphasising the agency of their ancestors, just as other indigenous experts do in Kanaky New Caledonia, French Polynesia and elsewhere (Kasarherou et al. 2017; Nyssen 2026).

In addition to helping with navigation and exchanging their treasures, Māori people shared their knowledge (mātauranga) about Māori places, language, customs and practices with the crew, which the captain and others, such as Lesson, wrote about. Māori people also provided water, food, wood for repairs, fibres for ropes, and many other taonga without which the French

could hardly have continued their journey. Māori men, women and children thus upheld a long tradition of hospitality (manakitanga) and exchange (taonga tauhokohoko) with foreigners (Jones & Jenkins 2017; Salmond 1991, 1997; Renard & Risjeterre 2025). Some women also boarded the ships. They gifted their time, their taonga and sometimes their bodies, often, but not always, in exchange for pieces of cloth, beads, fish hooks and other small metal objects (Dumont d’Urville 1830: 171-172; Lesson 2022: 294).

Prior to arriving at the mqB-JC in 2001, the taonga, acquired during the voyage of L’Astrolabe, had been kept in private collections and in numerous French institutions, such as the Musée de Marine du Louvre, the Musée d’Archéologie Nationale (formerly the Musée des Antiquités Nationales de Saint-Germain-en-Laye) and the Musée National des Arts d’Afrique et d’Océanie in Paris. With each move, the inventory numbers change and the knowledge associated with the taonga is at risk of being lost (Beltrame 2015). It is therefore necessary to trace the networks of crew members, curators and collectors in the hope of rediscovering other taonga in France or remembering those that have been lost forever. This was unfortunately the fate of those given by Dumont d’Urville to the Caen Museum in the 19th century, which were destroyed during the bombings of the Second World War²².

Mnemonic techniques and the memory of the gift

In French museums, the mnemonic techniques that are employed rely mainly on the objects themselves, as well as on written documents such as inventories, books, letters, drawings and photographs, and more rarely on microscopic or carbon-14 analyses (Beltrame 2015; Nyssen 2026). Despite these written, iconographic and material sources, oral transmission of knowledge about the history of collections is essential in order to successfully recover the memory of a treasure’s gift. The assistance of museum professionals²³, both in France and abroad,

²² All that remains are photographs of part of the Māori collections; the rest was reduced to ashes, including the taonga.

²³ I wish to thank Awhina Tamarapa, Wonu Veys, Stéphanie Leclerc-Caffarel, Marie-Laurence Bouvet, Magali Melandri,

is therefore crucial, especially when it comes to researching the context in which objects were acquired.

This provenance research not only enables Indigenous people to reconnect with ancestral treasures that left their country, but also with their ancestors, as was the case in 2012 when France returned twenty mummified heads (*toi moko*) to the New Zealand government (Jean 2022). This research can then lead to the emergence of relationships which are of great importance when considering the restitution of human remains and precious ancestral belongings of memorial value.

In Aotearoa, the mnemonic techniques I observed during my fieldwork revolve around sharing stories *in situ*. These techniques rely mainly on describing the characteristics of the surrounding landscape, reciting the names of places and ancestors, learning ceremonial songs and dances (*waiata* and *haka*) through repetition, and the use of *taonga*. The figures carved on meeting houses (*wharenui*) are, for example, used as a source of inspiration or as a memory aid during speeches (Descola 2021: 650-651), in the same way as painted motifs (*kōwhaiwhai*), the patterns on fine mats (*whariki*) and woven panels (*tukutuku*) inside these same houses, as well as tattooed motifs (*moko*), pendants (*hei tiki*), weapons (*patu*), speaker's canes (*tokotoko*), bags (*kete*) and prestigious cloaks (*kākahu*), among other *taonga*. Iconographic or written materials, such as museum inventories shared on the Internet, books, archives, as well as lithographs and paintings acquired abroad, photographs, sound recordings and films can now help to reactivate the memory of the gift.

At mqB-JC, Hamuera and Naomi used photographs of *taonga* similar to those we were examining in order to show us the regional specificities associated with the creation of cloaks with geo-

metric borders (*kaitaka paepaeroa*), as those gifted by Dumont d'Urville (Image 1). The details of the finger weaving (*whatu*) of the dyed horizontal bands (*mai muka*) that adorn the body of these cloaks then became clues that helped us to shed light on the context of their acquisition in Tasman Bay, north of the South Island. According to the ship's journals, the crew of *L'Astrolabe* made their first exchanges with Māori people there in January 1827 (Dumont d'Urville 1830; Lesson 2022).

However, listening to Hamuera, Naomi and other Māori interlocutors, it appears that a fundamental piece of memory is missing from European museums: the personal names of *taonga*, as well as the name of those who created, exchanged and

cared for them, not to mention the name of the places they travelled through. In Māori culture, a *taonga* is meant to travel from generation to generation, retaining its proper name, the memory of its circulation and the memory of the names of its creators and donors. It may, but does not necessarily, return to its land of origin, as Mauss perceived in the following excerpt, before losing itself in the "magic" of the *hau*: "To accept something from someone is to accept something of their spiritual essence, of their soul. [...] This thing gives you a magical and religious hold over you. Finally, this given thing is not inert. Animated, often individualised, it tends to return to what Hertz called its "home of origin", or to produce, for the clan and the soil from which it came, an equivalent to replace it" (Mauss 2012: 82).

In Te Ao Māori, what must always return – in other words what must be passed down from generation to generation (*tuku iho*) – is the memory of the gift, beyond the *taonga* themselves.

Conclusion

At the first gathering of expert weavers I attended in 2013 on the North Island of Aotearoa New Zealand, in Kawerau, I was struck by

Constance de Monbrison, Claude Stéfani, Séverine Bompays, Gaye Sculthorpe, Pamela Lovis, Paula Legel, Sophie White, Rowan Light, Amber Aranui and Simon Jean-Nebache for their help.

Tamahou Temara²⁴ writing the name of each person who had made a gift (koha) on a thin sheet of paper. When I asked him what he was writing, he replied: 'The names of those who made gifts, along with the names of the taonga they gave, so that we may never forget!'

In the case of taonga currently held in France, museums can also help to nurture and reactivate the the "memory of the gift", i.e. the memory of the relationships that these ancestral treasures hold within them, by supporting provenance research, for exemple. This reactivation is now essential for conserving, restoring, studying and enriching collections, but also for promoting access for Indigenous peoples to their taonga and

thus working towards a dialogue of memories. Genuine collaboration between Indigenous experts and museum professionals (Renard and Tamarapa 2025), from an openly decolonial perspective, will then make it possible to consider the past, present and future circulation of these ancestral treasures, in order to establish new relationships based on trust and respect.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for its support, as well as the University of Auckland Faculty of Arts and Prof. Ngarino Ellis. I would also like to pay tribute to the many experts, museum and archive professionals, and Maori artists who have worked with me for years alongside taonga. Ngā mihi nui! Finally, I would like to express my gratitude to Garance Nyssen, Marie-Josée Renard, Quentyn Risjeterre et J-Y Bart for their invaluable help.

²⁴ Tamahou Temara is the chief executive (Tumu whakarae) of the organisation Toi Māori Aotearoa, which promotes Maori arts and artists in Aotearoa and internationally.



Les bases neuronales du mécanisme métacognitif général

Tarryn BALSDON

CNRS (CRCN), Laboratoire des systèmes perceptifs (UMR8248)
Département d'études cognitives, ENS-PSL Université

Résumé

Lorsque nous prenons une décision, nous pouvons nous sentir plus ou moins confiants dans notre choix. Certains chercheurs proposent qu'il existe un mécanisme métacognitif général permettant d'évaluer la confiance à l'aide d'une « échelle interne » commune à tous les types de décisions. Dans ce projet, nous avons cherché à apporter des preuves causales de l'existence de ce mécanisme métacognitif général et à en identifier les bases neuronales. Pour cela, nous avons développé une technique d'« adaptation de la confiance » : une exposition prolongée à des décisions associées à un niveau élevé (ou faible) de confiance modifie ensuite la manière dont une personne évalue sa confiance dans une autre tâche. En combinant cette approche comportementale avec l'imagerie cérébrale, nous avons pu examiner quelles régions du cerveau prédisent ces changements. Nos résultats préliminaires indiquent que l'insula joue un rôle central : non seulement son activité est liée au niveau de confiance, mais les variations de son activité prédisent directement les changements observés dans le comportement. Ces résultats suggèrent que cette région est un candidat solide pour les bases neuronales du mécanisme métacognitif général.

Mots-clés :

Métacognition, Confiance, Prise de décision, Adaptation, Imagerie cérébrale

The neural basis of the general metacognitive mechanism

Abstract

When we make a decision, we can feel more or less confident in our choice. It has been proposed that a general metacognitive mechanism serves to evaluate confidence across all kinds of choices on a common internal scale. In this project we aimed to provide causal evidence for this general metacognitive mechanism and identify its neural basis. To do so, we developed a « confidence adaptation » technique : prolonged exposure to high (or low) confidence decisions modified how people then evaluated their confidence in a different task. Combining this behavioural approach with brain imaging, we could then examine brain regions that predict this change in confidence evaluation following adaptation. Preliminary results indicate that the insula and dorsal anterior cingulate cortex have a central role : not only does brain activity in these areas predict confidence, but the change in activity predicts the change in behaviour following adaptation. These results provide solid evidence for the neural basis of the general metacognitive mechanism.

Keywords:

Metacognition, Confidence, Decision-making, Adaptation, Brain imaging

Introduction

La métacognition est la capacité de réfléchir à ses propres pensées (Fleming et al., 2012). Elle nous permet d'évaluer nos décisions : de nous sentir confiants lorsque nous pensons avoir raison, ou incertains lorsque nous doutons.

Ces sentiments de confiance jouent un rôle fondamental dans notre vie quotidienne. Ils influencent notre apprentissage (Daniel & Pollmann, 2012 ; Hainguerlot et al., 2018), nous aident à savoir quand rechercher davantage d'informations (Desender et al., 2018), et nous permettent de communiquer nos choix aux autres (Bahrami et al., 2010 ; Cavalan et al., 2022). La métacognition a également été associée à plusieurs troubles neuropsychiatriques (Sun et al., 2017 ; Rouault et al., 2018) ainsi qu'au déclin lié au vieillissement (Klever et al., 2022). Il est donc essentiel de comprendre comment nous nous auto-évaluons, à quel point notre jugement sur nous-mêmes est précis, et comment cette capacité pourrait être améliorée.

Un mécanisme commun pour toutes nos décisions ?

Une théorie influente propose l'existence d'un « centre » de la métacognition : un mécanisme général qui calcule la confiance comme une monnaie commune pour tous les types de décisions (de Gardelle & Mamassian, 2014 ; de Gardelle et al., 2016). Selon cette hypothèse, la confiance que nous avons en notre mémoire et celle que nous avons en ce que nous voyons ne seraient pas traitées séparément, mais évaluées par un mécanisme central partagé.

Cette idée présente deux avantages majeurs. D'une part, elle rend l'étude scientifique de la métacognition plus accessible : comprendre la confiance dans des tâches simples et contrôlées pourrait éclairer les décisions complexes de la vie réelle. D'autre part, elle suggère que des interventions ciblées, comme des entraînements visant à améliorer la métacognition, pourraient avoir des effets positifs étendus sur le bien-être et la qualité de vie (Jelinek et al., 2016).

Cependant, les preuves scientifiques restent nuancées (Rouault et al., 2018b) et reposent en grande partie sur des corrélations. De nombreuses études en neuroimagerie ont identifié des régions cérébrales dont l'activité varie avec le

niveau de confiance (Vaccaro & Fleming, 2018), notamment certaines parties du cortex préfrontal, l'insula et le striatum. Mais une corrélation ne permet pas de démontrer un rôle causal : ces régions peuvent être associées à la confiance sans en constituer le mécanisme métacognitif général.

L'approche corrélationnelle pose un problème particulier dans l'étude de la confiance, car celle-ci est elle-même corrélée à de nombreux autres facteurs.

Les participants ont tendance à déclarer une confiance plus élevée lorsque la décision proposée par l'expérimentateur est plus facile. Par exemple, dans une tâche de prise de décision visuelle, on peut demander aux participants d'indiquer s'il y avait plus de points affichés à gauche ou à droite de l'écran. La décision est facile lorsqu'il y a nettement plus de points d'un côté que de l'autre : le participant répond alors rapidement, correctement, et rapporte un niveau de confiance élevé.

Dans ce cas, l'activité cérébrale liée au traitement visuel ainsi qu'aux fonctions motrices (en raison de la réponse plus rapide) sera corrélée au niveau de confiance. De plus, le fait de se sentir confiant peut s'accompagner d'une valeur motivationnelle (Lebreton et al., 2015), distincte des mécanismes propres à l'évaluation de la confiance.

Une approche causale : l'adaptation de la confiance

Pour dépasser ces limites, nous avons adopté une approche causale inspirée de l'adaptation sensorielle (Adibi et al., 2021). L'adaptation sensorielle se produit après une exposition prolongée à une caractéristique donnée d'un stimulus. Un exemple classique est l'illusion de la cascade (Crane, 1988) : après avoir regardé un mouvement vers le bas pendant plusieurs secondes, une surface immobile peut sembler se déplacer brièvement vers le haut.

Ce phénomène peut être compris comme une forme d'ajustement neuronal : les neurones qui s'activent pour signaler le mouvement vers le bas deviennent moins réactifs, ce qui modifie l'équilibre global de l'activité et produit une perception opposée. L'adaptation a permis de mieux comprendre non seulement des mécanismes visuels simples (comme la direction du mouvement ; Clifford, 2002), mais aussi des processus plus complexes (comme la perception des visages ;

Winston et al., 2004) et même des propriétés abstraites (comme la perception du nombre ; Burr & Ross, 2008).

Nous avons appliqué ce principe à la confiance. Si ce principe d'adaptation s'applique également à l'évaluation de la confiance, alors exposer des individus pendant une période prolongée à un certain niveau de confiance devrait modifier la manière dont les neurones impliqués dans la confiance s'activent. Cela nous offrirait une occasion d'observer plus directement le fonctionnement de ces neurones.

Nous avons d'abord mené une expérience comportementale en ligne auprès d'un large échantillon de participants afin de tester ce principe. Nous avons développé des modèles computationnels pour décrire l'effet d'adaptation de la confiance, puis ajusté la procédure afin d'en renforcer l'impact. Cette version optimisée a été testée dans un nouvel échantillon, confirmant les résultats initiaux.

Nous avons ensuite réalisé une expérience en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) afin de mesurer l'activité cérébrale pendant l'adaptation de la confiance.

Bien que des analyses complémentaires soient encore en cours, nos résultats préliminaires montrent que l'insula ne se contente pas d'être associée à la confiance : les variations de son activité prédisent directement l'effet d'adaptation observé dans le comportement.

Ces résultats soutiennent l'idée que l'insula joue un rôle central dans l'évaluation de la confiance et constitue un candidat solide pour les bases neuronales du mécanisme métacognitif général.

Méthodes

Nous avons adapté une approche classique issue de l'adaptation sensorielle, un phénomène par lequel une exposition prolongée à une caractéristique donnée modifie temporairement la perception. Une expérience d'adaptation comporte généralement deux étapes : une phase

d'exposition, suivie d'une phase de test permettant de mesurer l'effet produit.

Nous avons appliqué ce principe à la confiance. Notre objectif était d'exposer les participants à un niveau de confiance élevé ou faible, puis d'évaluer l'impact de cette exposition sur leur manière d'estimer leur propre confiance dans une autre tâche (Figure 1).

Organisation générale des expériences

Trois expériences ont été menées. Dans l'Expérience 1, 96 participants ont été testés en ligne pour apporter une preuve de principe. Dans l'Expérience 2, 39 participants ont été testés, à nouveau en ligne, pour apporter une réplique conceptuelle et optimiser la procédure expérimentale. Dans l'Expérience 3, nous avons

finallement testé 34 participants au laboratoire, tout en mesurant leur activité cérébrale avec l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf).

Toutes les études ont été pré-enregistrées afin de garantir la transparence et la rigueur scientifique.

Induction de niveaux de confiance élevés ou faibles

Chaque participant réalisait trois sessions.

La première session servait de **référence et calibration** : les niveaux de difficulté des tâches étaient mélangés. Les performances individuelles obtenues lors de cette session ont ensuite permis d'ajuster précisément la difficulté des tâches pour les sessions suivantes (Figure 1B).

Dans les sessions 2 et 3, les participants étaient exposés soit à une condition de **forte confiance** (environ 99 % de réponses correctes), soit à une condition de **faible confiance** (environ 60 % de réponses correctes, proche du hasard).

Cette manipulation a été validée par une mesure de « confiance globale » : les participants rapportaient effectivement un niveau de confiance significativement plus élevé dans la condition à 99 % que dans la condition à 60 % (Figure 1C et D).

“Si ce principe d'adaptation s'applique également à l'évaluation de la confiance, alors exposer des individus pendant une période prolongée à un certain niveau de confiance devrait modifier la manière dont les neurones impliqués dans la confiance s'activent. ”

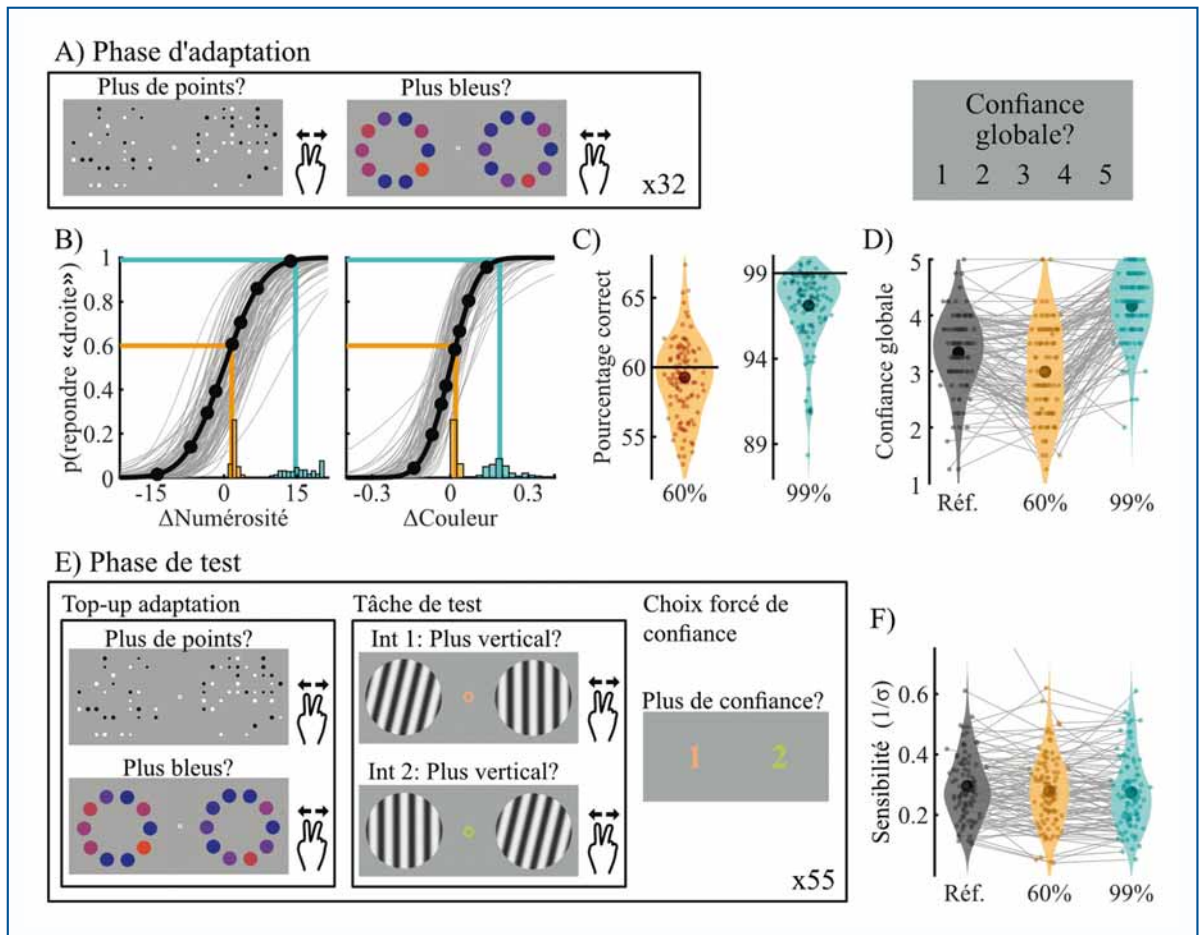


Figure 1. Méthodologie de l'adaptation de la confiance

A) Lors de la phase d'adaptation, les participants réalisaient de manière répétée des décisions de numérosité et de couleur. Cette phase était suivie d'une évaluation de la confiance globale moyenne ressentie pendant l'adaptation.

B) Dans la première session (référence/calibration), les niveaux de difficulté des tâches d'adaptation étaient mélangés. La proportion de réponses à chaque niveau de difficulté (points noirs) a permis d'ajuster des fonctions psychométriques pour chaque participant (lignes fines pour les individus, ligne épaisse pour la moyenne), et de déterminer les niveaux de difficulté pour chaque participant pour les sessions 2 et 3 (les histogrammes sur l'axe horizontal montrent leur distribution), correspondant à environ 60 % (orange) et 99 % (bleu) de réponses correctes.

C) Dans les sessions 2 et 3, le niveau de difficulté des tâches d'adaptation était fixé afin d'obtenir environ 60 % (orange, à gauche) ou 99 % (bleu, à droite) de réponses correctes (l'ordre des sessions était contrebalancé entre les participants). Les petits points représentent les performances individuelles, les zones ombrées la distribution, et le grand point la moyenne.

D) L'évaluation de la confiance globale a permis de valider la manipulation : la confiance était nettement plus élevée dans la condition à 99 % que dans la condition à 60 %.

E) La phase de test répétait 55 fois une séquence comprenant une courte phase de renforcement de l'adaptation, suivie de deux décisions d'orientation, puis d'un choix forcé de confiance, où le participant indiquait laquelle des deux décisions lui semblait la plus fiable. Au total, les phases d'adaptation et de test étaient répétées 4 fois par participant.

F) Aucune modification notable de la sensibilité aux décisions d'orientation n'a été observée. Autrement dit, la quantité d'information disponible pour évaluer la confiance était identique entre les sessions. Toute différence de confiance ne pouvait donc être attribuée qu'à la difficulté des tâches d'adaptation distinctes.

Tâches utilisées

Afin de cibler un **mécanisme métacognitif général** – et non la confiance propre à un type particulier de décision – nous avons utilisé plusieurs tâches perceptives simples :

- Décisions de **numérosité** (quel côté contient le plus de points ?)
- Décisions de **couleur** (de quel côté les points sont-ils les plus bleus ?)
- Décisions d'**orientation** (quel motif est le plus vertical ?)

Les deux premières tâches servaient à induire l'adaptation (exposition à un niveau de confiance élevé ou faible ; Figure 1A). La troisième servait exclusivement à tester la confiance (Figure 1E).

Mesure de la confiance

Dans la phase de test, chaque participant réalisait deux décisions d'orientation consécutives (sur deux stimuli différents), puis indiquait parmi ces deux décisions celle pour laquelle il était le plus confiant. C'est-à-dire, il devait indiquer la décision associée avec le plus grand sentiment d'avoir donné la bonne réponse.

Cette méthode, appelée choix forcé de confiance (Mamassian, 2020), permet de mesurer la capacité à distinguer ses décisions correctes de ses décisions incorrectes (sensibilité métacognitive), tout en limitant les biais liés à l'utilisation d'une échelle numérique.

Il est important de noter que la tâche de test (décisions d'orientation) restait strictement identique entre les conditions. De plus, aucune différence significative de performance perceptive n'a été observée entre les sessions (Figure 1F). Ainsi, les variations de la confiance mesurée dans la tâche de test pouvaient être attribuée uniquement à l'adaptation.

Optimisation et imagerie cérébrale

Dans la deuxième expérience, nous avons simplifié le protocole en utilisant uniquement la condition de forte confiance (celle produisant l'effet le plus marqué) et en augmentant la fréquence des phases d'adaptation. Nous avons également répété les mesures de référence (dans la première session) pour nous assurer que les changements de confiance n'étaient pas dus à l'apprentissage.

La troisième expérience a repris cette version optimisée tout en enregistrant l'activité céré-

brale par IRMf, afin d'identifier les régions impliquées dans l'adaptation de la confiance.

Résultats

Modélisation de l'adaptation de la confiance

Nous avons utilisé des modèles computationnels pour comprendre comment la confiance pourrait être encodée dans le cerveau et comment elle est modifiée par l'adaptation (Palmer & Clifford, 2017). Nous avons principalement comparé deux hypothèses : un modèle dit à « canal unique », dans lequel la confiance augmente simplement avec la force des preuves en faveur d'une décision, et un modèle à double canal, dans lequel la confiance résulte de l'équilibre entre un signal de certitude et un signal d'incertitude (Figure 2).

Ces deux modèles décrivent correctement la confiance en situation normale, mais ils diffèrent dans leurs prédictions après adaptation. Le modèle à canal unique prédit une diminution de la sensibilité métacognitive, tandis que le modèle à double canal prédit une augmentation de cette sensibilité.

Dans les deux premières expériences, les données comportementales ont été mieux expliquées par le modèle à double canal. L'effet était moins clair dans l'expérience en IRMf, mais l'ensemble des résultats indique qu'une modification réelle de l'évaluation de la confiance s'est produite après adaptation.

Nous avons également estimé un paramètre clé du modèle, la « force d'adaptation », qui reflète l'ampleur du changement neuronal induit par l'exposition prolongée. Dans les trois expériences, cette force d'adaptation était supérieure à ce que l'on pourrait attendre par hasard, confirmant l'existence d'un effet robuste d'adaptation de la confiance.

Résultats en imagerie cérébrale

L'analyse en IRMf a identifié plusieurs régions cérébrales dont l'activité variait avec le niveau de confiance, notamment le striatum, le cortex cingulaire antérieur dorsal (dACC), l'insula / gyrus frontal inférieur, ainsi que des régions occipitales et somatosensorielles.

Parmi ces régions, seules l'insula et le cingulaire antérieur ont montré une modification significative d'activité après adaptation à une forte confiance. Cette augmentation d'activité est

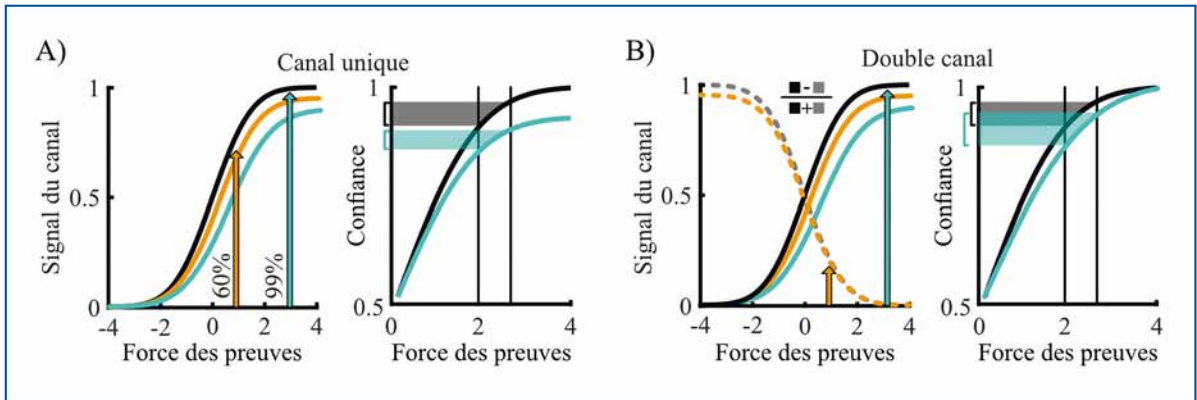


Figure 2. Modélisation de l'adaptation de la confiance et comportement

A) Le modèle à canal unique propose que la confiance soit encodée par une augmentation progressive de l'activité neuronale lorsque les preuves en faveur d'une décision augmentent. L'adaptation est modélisée comme une modification de la réponse du canal par rapport à son niveau d'activité au point d'adaptation (les flèches colorées indiquent les niveaux de preuve correspondant à 60 % et 99 % de réponses correctes). Après adaptation, la confiance diminue globalement (panneau de droite, ligne bleue) et la sensibilité est réduite : la différence de confiance entre deux niveaux de preuve est plus faible (mise en évidence en bleu) qu'en condition de référence (courbe noire).

B) Le modèle à double canal suggère que la confiance est encodée par la réponse relative de deux canaux neuronaux. Après adaptation, on observe un léger déplacement global du niveau de confiance, mais surtout une augmentation de la sensibilité : la différence de confiance entre deux niveaux de preuve est plus importante (mise en évidence en bleu dans le panneau de droite).

cohérente avec la diminution globale de la confiance prédite par le modèle à double canal.

Surtout, le changement d'activité observé dans l'insula prédisait directement l'ampleur de l'adaptation comportementale de la confiance. Ce lien n'était pas significatif pour le cingulaire antérieur, bien que les deux régions montrent des variations fortement corrélées.

Les régions occipitales, somatosensorielles et striales, bien qu'associées à la confiance, ne montraient pas de modification significative après adaptation. Elles pourraient refléter des processus liés au traitement visuel (occipital), aux réponses motrices (somatosensorielles), ou à la valeur motivationnelle (striatum), plutôt que le mécanisme central d'évaluation de la confiance.

Conclusion des résultats

Pris ensemble, ces résultats montrent que l'exposition prolongée à un certain niveau de confiance modifie de manière mesurable l'évaluation ultérieure de la confiance. L'insula apparaît comme une région clé dont l'activité prédit directement cette adaptation, soutenant son rôle central dans les bases neuronales du mécanisme métacognitif général.

Discussion

Ces résultats préliminaires apportent un éclairage nouveau sur les bases neuronales du mécanisme métacognitif général. En transposant un paradigme classique d'adaptation sensorielle au domaine de la confiance, nous avons pu provoquer un changement causal dans l'évaluation de la confiance. Ce changement comportemental était prédit par des modifications d'activité dans l'insula / gyrus frontal inférieur, en lien avec le cortex cingulaire antérieur dorsal.

Bien que l'insula et le cingulaire antérieur soient fréquemment associés à la confiance (Vaccaro & Fleming, 2018 ; Rouault et al., 2023) et à la prise de décision (Uddin et al., 2014), notre approche montre plus spécifiquement que l'insula est impliquée dans l'évaluation même de la confiance. Sa forte connectivité en fait un candidat plausible pour transmettre les signaux de confiance vers des processus en aval, tels que la motivation ou le contrôle cognitif. La coordination fonctionnelle entre l'insula et le cingulaire antérieur, possiblement via le faisceau frontal oblique au sein d'un réseau à demandes multiples (Kaufmann et al., 2023), mérite d'être explorée plus en détail.

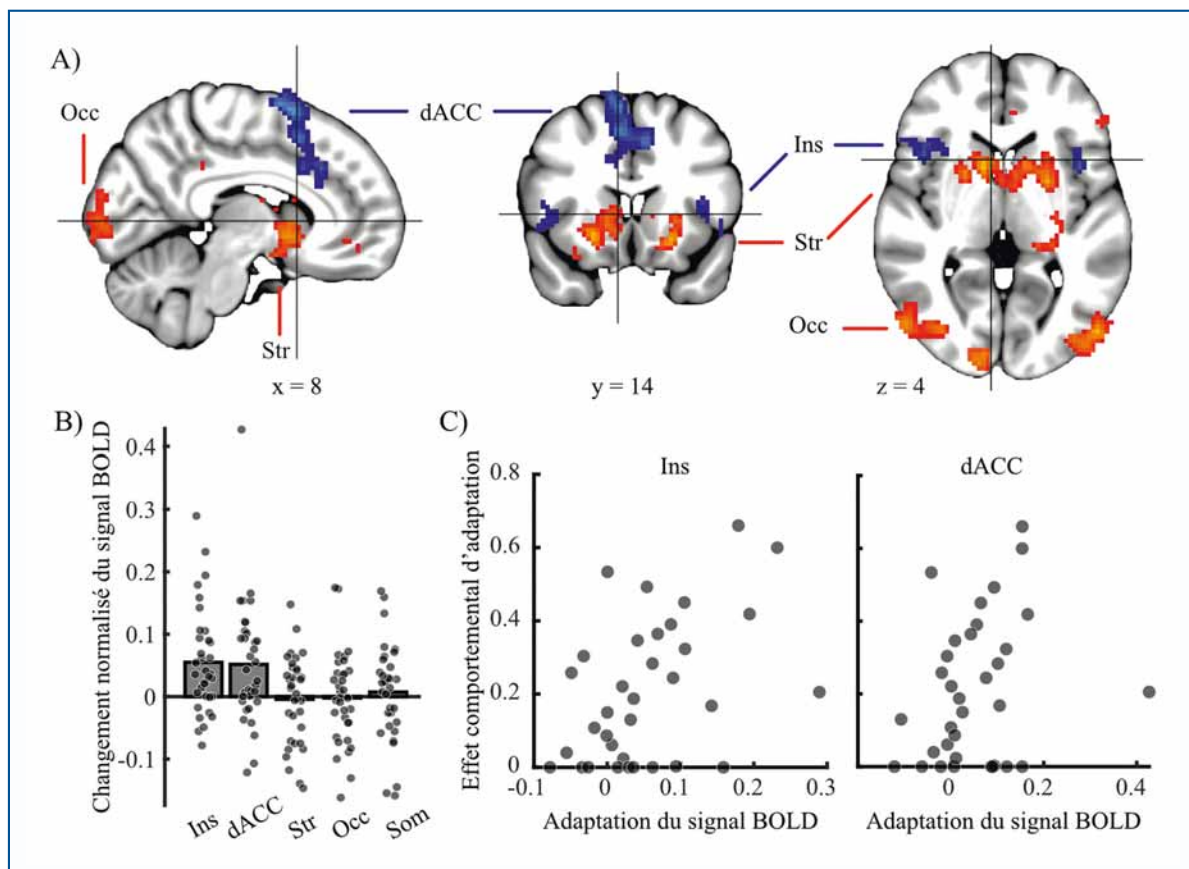


Figure 3. Activations associées à la confiance et à l'adaptation de la confiance

A) Régions d'intérêt issues des analyses par modèle linéaire général (GLM), montrant une corrélation entre le signal BOLD (Blood Oxygen Level Dependent, un indicateur indirect de l'activité neuronale basé sur l'oxygénation du sang) et la confiance. Les associations positives sont indiquées en rouge et les associations négatives en bleu (la région somatosensorielle n'est pas visible sur la figure).

B) Changement normalisé du signal BOLD dans la condition d'adaptation par rapport à la condition de référence (les points représentent les individus, les barres la moyenne).

C) Relation entre l'effet d'adaptation du signal BOLD (changement normalisé) et l'effet comportemental d'adaptation (estimé à partir du modèle à double canal), pour l'insula (à gauche) et le cortex cingulaire antérieur dorsal (à droite).

Abréviations : Ins, insula ; dACC, cortex cingulaire antérieur dorsal ; Str, striatum ; Occ, occipital ; Som, somatosensoriel.

Les autres régions associées à la confiance (occipitales, somatosensorielles, striatales) ne montrent pas de modification cohérente après adaptation, suggérant qu'elles reflètent des processus perceptifs, moteurs ou motivationnels plutôt que le calcul central de la confiance. L'exploration d'autres régions clés, comme le cortex préfrontal ventromédian, constituera une étape importante des analyses futures.

Sur le plan théorique, l'effet d'adaptation soutient le modèle à double canal, selon lequel

la confiance résulte d'un équilibre entre signaux favorables et défavorables à une décision. Le fait que la confiance dans une tâche influence la confiance dans d'autres tâches fournit un argument causal fort en faveur d'un mécanisme méta-cognitif général. Plus largement, ces résultats suggèrent que l'adaptation pourrait constituer un principe fondamental d'optimisation des ressources neuronales (Gepshtein et al., 2013), applicable à des fonctions cognitives de haut niveau.

Remerciements

Ce travail a été réalisé en collaboration avec Paolo Bartolomeo, Vincent de Gardelle, Pascal Mamassian et Marion Rouault. Nous remercions la Fondation Fyssen pour le financement de cette recherche. L'expérience en IRMf a été menée grâce à l'équipe de manipulateurs en électroradiologie médicale de l'ICM (Margaux Couppey, Chahrazad Chenaf, Julie Debroussais, Fatiha Heumez et Brunhilde Ventre), ainsi qu'au soutien technique de Benoît Béranger.

Bibliographie

- Adibi, M., Zoccolan, D., & Clifford, C. W. (2021). Sensory adaptation. In *Frontiers in Systems Neuroscience* (Vol. 15, p. 809000). Frontiers Media SA. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnsys.2021.809000/full>
- Bahrami, B., Olsen, K., Latham, P. E., Roepstorff, A., Rees, G., & Frith, C. D. (2010). Optimally Interacting Minds. *Science*, 329(5995), 1081–1085. <https://doi.org/10.1126/science.1185718>
- Burr, D., & Ross, J. (2008). A visual sense of number. *Current Biology*, 18(6), 425–428.
- Cauda, F., D'agata, F., Sacco, K., Duca, S., Geminiani, G., & Vercelli, A. (2011). Functional connectivity of the insula in the resting brain. *Neuroimage*, 55(1), 8–23.
- Cavalan, Q., de Gardelle, V., & Vergnaud, J.-C. (2022). I did most of the work ! Three sources of bias in bargaining with joint production. *Journal of Economic Psychology*, 93, 102566.
- Clifford, C. W. G. (2002). Perceptual adaptation : Motion parallels orientation. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(3), 136–143. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01856-8](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01856-8)
- Crane, T. (1988). The waterfall illusion. *Analysis*, 48(3), 142–147.
- Daniel, R., & Pollmann, S. (2012). Striatal activations signal prediction errors on confidence in the absence of external feedback. *Neuroimage*, 59(4), 3457–3467.
- De Gardelle, V., Le Corre, F., & Mamassian, P. (2016). Confidence as a Common Currency between Vision and Audition. *PLOS ONE*, 11(1), e0147901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147901>
- De Gardelle, V., & Mamassian, P. (2014). Does Confidence Use a Common Currency Across Two Visual Tasks ? *Psychological Science*, 25(6), 1286–1288. <https://doi.org/10.1177/0956797614528956>
- Desender, K., Boldt, A., & Yeung, N. (2018). Subjective Confidence Predicts Information Seeking in Decision Making. *Psychological Science*, 29(5), 761–778. <https://doi.org/10.1177/0956797617744771>
- Fleming, S. M., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2012). Metacognition : Computation, biology and function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 367(1594), 1280–1286. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0021>
- Gepshtein, S., Lesmes, L. A., & Albright, T. D. (2013). Sensory adaptation as optimal resource allocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(11), 4368–4373. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204109110>
- Hainguerlot, M., Vergnaud, J.-C., & de Gardelle, V. (2018). Metacognitive ability predicts learning cue-stimulus associations in the absence of external feedback. *Scientific Reports*, 8(1), 5602.
- Jelinek, L., Hauschildt, M., Wittekind, C. E., Schneider, B. C., Kriston, L., & Moritz, S. (2016). Efficacy of Metacognitive Training for Depression : A Randomized Controlled Trial. *Psychotherapy and Psychosomatics*, 85(4), 231–234. <https://doi.org/10.1159/000443699>
- Kaufmann, B. C., Cazzoli, D., Pastore-Wapp, M., Vanbellingen, T., Pflugshaupt, T., Bauer, D., Müri, R. M., Nef, T., Bartolomeo, P., & Nyffeler, T. (2023). Joint impact on attention, alertness and inhibition of lesions at a frontal white matter crossroad. *Brain*, 146(4), 1467–1482.
- Klever, L., Mamassian, P., & Billino, J. (2022). Age-related differences in visual confidence are driven by individual differences in cognitive control capacities. *Scientific Reports*, 12(1), 6016.
- Lebreton, M., Abitbol, R., Daunizeau, J., & Pessiglione, M. (2015). Automatic integration of confidence in the brain valuation signal. *Nature Neuroscience*, 18(8), 1159–1167.
- Mamassian, P. (2020). Confidence Forced-Choice and Other Metaperceptual Tasks*. *Perception*, 49(6), 616–635. <https://doi.org/10.1177/0301006620928010>

- Palmer, C. J., & Clifford, C. W. (2017). Functional mechanisms encoding others' direction of gaze in the human nervous system. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(10), 1725–1738.

- Rouault, M., Lebreton, M., & Pessiglione, M. (2023). A shared brain system forming confidence judgment across cognitive domains. *Cerebral Cortex*, 33(4), 1426–1439. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac146>

- Rouault, M., McWilliams, A., Allen, M. G., & Fleming, S. M. (2018). Human metacognition across domains : Insights from individual differences and neuroimaging. *Personality Neuroscience*, 1, e17.

- Rouault, M., Seow, T., Gillan, C. M., & Fleming, S. M. (2018). Psychiatric symptom dimensions are associated with dissociable shifts in metacognition but not task performance. *Biological Psychiatry*, 84(6), 443–451.

- Sun, X., Zhu, C., & So, S. H. W. (2017). Dysfunctional metacognition across psychopathologies : A meta-analytic review. *European Psychiatry*, 45, 139–153.

- Uddin, L. Q., Kinnison, J., Pessoa, L., & Anderson, M. L. (2014). Beyond the tripartite cognition-emotion-interoception model of the human insular cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(1), 16–27. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00462

- Vaccaro, A. G., & Fleming, S. M. (2018). Thinking about thinking : A coordinate-based meta-analysis of neuroimaging studies of metacognitive judgements. *Brain and Neuroscience Advances*, 2, 239821281881059. <https://doi.org/10.1177/2398212818810591>

- Winston, J. S., Henson, R. n. a., Fine-Goulden, M. R., & Dolan, R. J. (2004). fMRI-Adaptation Reveals Dissociable Neural Representations of Identity and Expression in Face Perception. *Journal of Neurophysiology*, 92(3), 1830–1839. <https://doi.org/10.1152/jn.00155.2004>

These feelings of confidence play an important role in our everyday life. They help us to learn (Daniel & Pollmann, 2012; Hainguerlot et al., 2018), seek more information (Desender et al., 2018), and communicate about our choices (Bahrami et al., 2010; Cavalan et al., 2022). Metacognition is also associated with several psychiatric disorders (Sun et al., 2017; Rouault et al., 2018) and age-related decline (Klever et al., 2022). It is therefore essential to understand how we self-evaluate, how accurate we are in these evaluations, and how we might improve.

A common mechanism for all our decisions?

An influential theory proposes the existence of a central hub for metacognition: a general metacognitive mechanism that calculates confidence as a common currency for all types of decisions (de Gardelle & Mamassian, 2014; de Gardelle et al., 2016). Under this hypothesis, the confidence we have in our memories and the confidence we have in what we see, are not treated separately, but evaluated by a shared central mechanism.

This idea has two major advantages. First, it makes the scientific study of metacognition more tractable: We can study confidence in simple and controlled tasks and know this is applicable to the complexities of real life. Second, it suggests that targeted intervention, such as training to improve metacognition, could have a wide-ranging positive impact on wellbeing and quality of life (Jelinek et al., 2016).

Scientific evidence for the general metacognitive mechanism remains nuanced (Rouault et al., 2018b), and rests largely on correlations. Several neuroimaging studies have identified brain regions where activity varies with the level of reported confidence (Vaccaro & Fleming, 2018). Notably, certain parts of the prefrontal cortex, the insula, and the striatum. But a correlation does not reveal a causal role: these regions might be associated with confidence without being part of the general metacognitive mechanism.

The correlational approach to study confidence is particularly complex, because confidence itself is correlated with many other factors. Participants tend to report higher confidence when the experimenter has presented them with an easier decision. For example, in a simple visual decision-making task, we might ask parti-

Introduction

Metacognition is the capacity to think about our own thoughts (Fleming et al., 2012). This allows us to evaluate our own decisions: we can feel confident when we are correct, or uncertain when we may be wrong.

cipants to decide if there are more dots presented on the left or the right of the screen. The decision is easy when there are many more dots on one side compared to the other, and the participant will make a fast, accurate response, with high confidence. In this case, brain activity associated with visual processing and motor functions (due to the faster responses) will also be correlated with the level of confidence. Moreover, feeling confident might be accompanied by some motivational value (Lebreton et al., 2015) which is distinct from the processing for confidence itself.

A causal approach: confidence adaptation

To surpass these limitations, we adopted a causal approach inspired by sensory adaptation (Adibi et al., 2021). Sensory adaptation occurs from prolonged exposure to a certain stimulus property. A classic example is the waterfall illusion (Crane, 1988): after looking at the downward motion of a waterfall for several seconds, a static surface will briefly appear to move upward.

This phenomenon can be thought of as a change in the neural response: the neurons signalling downward motion become tired, resulting in the opposite net output, the perception of upward motion. This adaptation approach has been instrumental for understanding not only simple visual mechanisms (such as the direction of motion; Clifford, 2002), but also more complex processes (such as the perception of facial expression; Winston et al., 2004) and also abstract properties (such as numerosness; Burr & Ross, 2008).

We applied the principle of adaptation to study confidence. If adaptation extends to the evaluation of confidence, exposing people to a prolonged period where they feel a certain level of confidence will change how neurons fire for confidence. This will allow us to more directly test how these neurons function for evaluating confidence.

We first performed a behavioural experiment online to test the principle of confidence adapta-

tion is a large sample of participants. We developed computational models to describe the effect of confidence adaptation, and adjusted the procedure to increase the effect. This optimised version was then tested in a new sample of participants, to confirm our initial results.

We then performed the experiment using functional magnetic resonance imaging (fMRI) to measure brain activity during confidence adaptation. While additional analyses are required, our initial results show brain activity in the insula not only correlates with confidence, but changes in activity following adaptation also predict the behavioural adaptation effect.

These results support the idea that the insula plays a central role in the evaluation of confidence and constitutes a solid candidate for the neural basis of the general metacognitive mechanism.

Methods

We appropriated the classic technique of sensory adaptation, where prolonged exposure to a particular stimulus property temporarily modifies the perception of that property. A typical

experiment has two phases: exposure, and then a test to measure the effect.

We applied this principle to confidence. We aimed to expose partici-

pants to a period of high (or low) confidence, and then test their ability to evaluate their confidence in a different task (Figure 1).

General organisation of the experiments

Three experiments were conducted:

- Experiment 1: 96 participants tested online (proof of concept).
- Experiment 2: 39 participants tested online (conceptual replication and optimisation of the procedure).
- Experiment 3: 34 participants tested while measuring brain activity with functional magnetic resonance imaging (fMRI).

All experiments were pre-registered to improve transparency and scientific rigor.

“If adaptation extends to the evaluation of confidence, exposing people to a prolonged period where they feel a certain level of confidence will change how neurons fire for confidence.”

Prolonged exposure to high or low confidence

In Experiment 1, each participant completed three sessions.

The first session served as a baseline and calibration: the level of difficulty of the tasks were mixed, so confidence was not constant, but changed from decision to decision. An individual's performance measured in this session was used to precisely adjust the level of difficulty of the tasks for the following sessions (Figure 1B).

In sessions 2 and 3 participants were exposed to either:

- A condition of high confidence (around 99% of correct choices), or
- A condition of low confidence (around 60% of correct choices, close to guessing).

This manipulation was validated using a measure of «global confidence»: participants reported an average confidence across all decisions in the exposure phase, and this was significantly higher in the 99% correct condition compared to the 60% correct condition (Figure 1C and D).

Tasks

In order to target the general metacognitive mechanisms – and not confidence in a particular type of decision – we used several different simple perceptual tasks:

- Numerosity decisions (which side of the screen shows more dots?)
- Colour decisions (which side of the screen are the dots more blue?)
- Orientation decisions (which side of the screen is the image more vertical?)

The two first tasks were used to induce adaptation (exposure to high or low confidence; Figure 1A). The third was used to test confidence (Figure 1E).

Measuring confidence

In the test phase, participants made two consecutive orientation decisions and then indicated which decision they were more confident their choice was correct.

This method, called forced-choice confidence (Mamassian, 2020), allows us to measure the ability to discriminate correct from incorrect decisions (metacognitive sensitivity), while limiting biases associated with using rating scales.

It is important to note that the test task (orientation discrimination) remained identical across adaptation conditions. Moreover, there was no significant difference in performance in this task across sessions (Figure 1F). In this way, any difference in confidence measured in the test task can only be attributed to the differences in the exposure phase (confidence adaptation).

Optimisation and brain imaging

In the second experiment, we simplified the protocol and only tested adaptation to high confidence (this produced the stronger effect), and increased the frequency of adaptation phases. We also repeated baseline measurements to ensure changes in confidence were not due to learning.

The third experiment replicated this optimised protocol while measuring brain activity with fMRI, to identify brain regions implicated in the adaptation of confidence.

Results

Modelling confidence adaptation

We used computational models to understand how confidence is encoded in the brain and how it is modified by adaptation (Palmer & Clifford, 2017). We principally compared two hypotheses: a single channel model, where confidence increases with increasing evidence in favour of the decision; and a dual-channel model, where confidence results from the balance of a signal favouring increasing evidence, against another favouring decreasing evidence (uncertainty; Figure 2).

These two models both describe confidence well in normal contexts, but they differ in their predictions following adaptation. The single-channel model predicts decreased confidence sensitivity following adaptation, while the dual-channel model predicts increased confidence sensitivity.

In the first two experiments, behaviour was better explained by the dual-channel model. The effect was less clear in the fMRI experiment, but the results as a whole were indicative of a change in the evaluation of confidence following adaptation.

We also evaluated a key parameter of the model, adaptation strength, which reflects

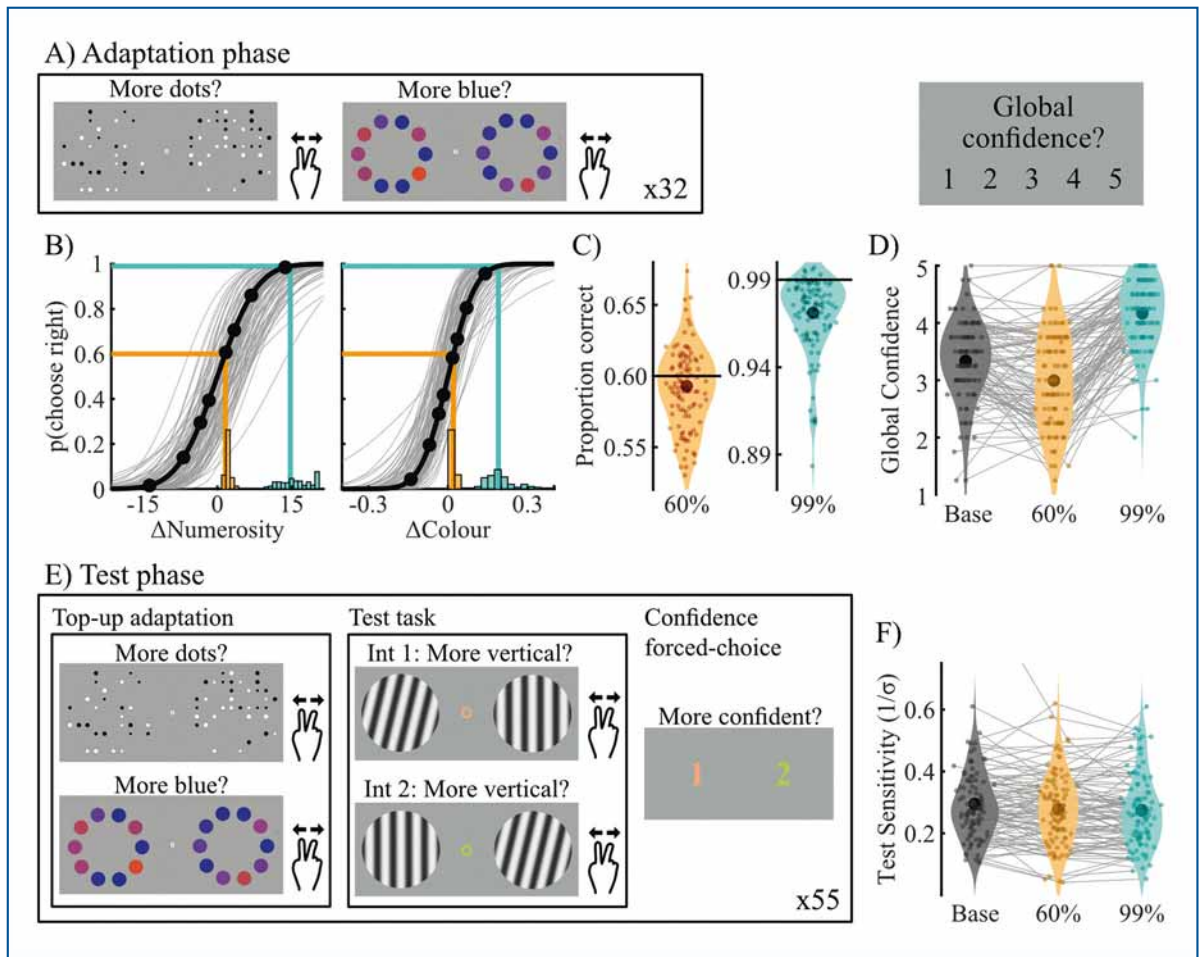


Figure 1. Confidence adaptation methods. **A)** During the adaptation phase, participants repeated numerosity and colour decisions. This phase was followed by a global confidence rating evaluating confidence on average across all these decisions. **B)** In the first session (baseline/calibration), different levels of task difficulty were intermixed. The proportion of responses at each level of difficulty (black dots), allowed us to fit psychometric functions to each participant (thin lines show individuals, thick line shows the average). These measurements allowed us to determine the level of difficulty for each individual for sessions 2 and 3 (histograms on the x-axis show their distribution), corresponding to 60% (orange) and 99% (blue) correct. **C)** In sessions 2 and 3 the level of difficulty of the adaptation tasks was set to obtain around 60% (orange, left) or 99% (blue, right) correct (the order was counterbalanced across participants). The small points show individuals, the shaded region shows the distribution and the large point shows the average. **D)** The global confidence rating was used to validate the manipulation of confidence: confidence was significantly higher in the 99% correct condition compared to the 60% correct condition (lines connect individuals). **E)** The test phase repeated a sequence comprised of a top-up adaptation, followed by two orientation decisions, and then the confidence forced-choice, where the participant chose which orientation decision they felt more likely to be correct. This sequence was repeated 55 times, before returning to the adaptation phase. Altogether this was repeated 4 times to give 220 confidence choices per condition per participant. **F)** There was no substantial difference in performance in the orientation task. In other words, the information available for evaluating confidence was identical across sessions. Therefore, any difference in confidence can only be attributed to the differences in the adaptation tasks.

the amplitude of the change in neural response induced by prolonged exposure. In the three experiments, adaptation strength was measured

to be significantly greater than we would expect by chance, confirming a robust effect of confidence adaptation.

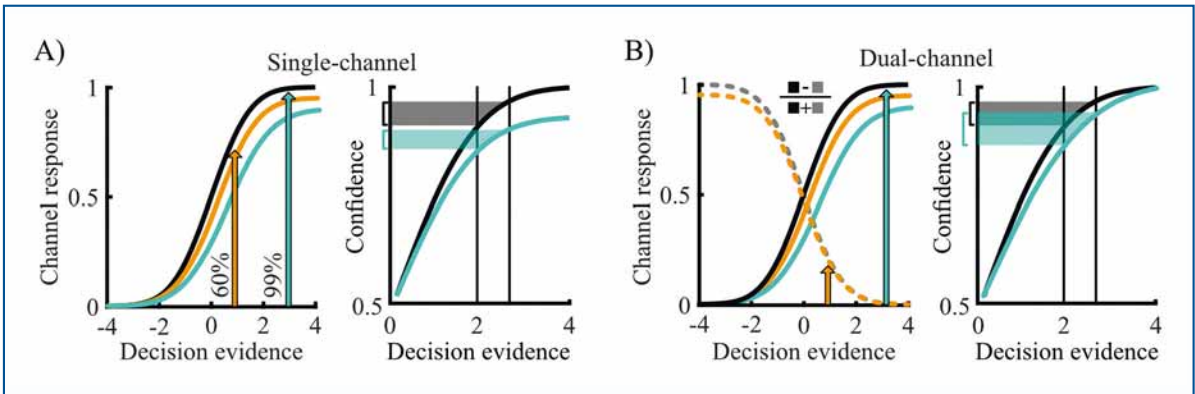


Figure 2. Models of confidence adaptation. **A)** The single-channel model proposes confidence is encoded by increasing neural activity with increasing evidence in favour of a decision. Adaptation is modelled as a modification in the response of this channel relative to the level of activity at the point of adaptation (the coloured arrows show the evidence corresponding to 60% and 99% correct). Following adaptation, confidence is on average reduced (panel to the right, blue line), and sensitivity is reduced: there is less of a difference in confidence between two levels of underlying decisions evidence, compared to baseline (black curve). **B)** The dual-channel model suggests confidence is encoded by the relative activity of two subpopulations of neurons. Following adaptation, there is a global displacement of confidence, but this corresponds to an increase in confidence sensitivity (the difference in confidence across two levels of decision evidence is increased, shown in the panel to the right).

Brain imaging results

The fMRI analysis identified several regions where brain activity varied with the level of confidence. Notably, the striatum, the dorsal anterior cingulate cortex (dACC), the insula/inferior frontal gyrus, as well as occipital and somatosensory regions.

Among these regions, only the insula and the dACC showed a significant change in activation following adaptation to high confidence. This change in activity is consistent with the global decrease in confidence predicted by the dual-channel model.

In addition, the change in activity in the insula predicted the magnitude of confidence adaptation from individual participant's behaviour. This comparison was not statistically significant for the dACC, although the two regions showed strongly correlated activity.

The occipital, somatosensory, and striatal regions, also associated with confidence, did not significantly change following adaptation. These regions might reflect visual processes (occipital), motor processes (somatosensory), and motivational value (striatum), all associated with confidence, while not reflecting the evaluation of confidence itself.

Results summary

Altogether, these results show that prolonged exposure to a certain level of confidence modifies how we evaluate confidence. The insula appears to be a key region that directly predicts this adaptation, suggesting a central role in the neural basis of the general metacognitive mechanism.

Discussion

These preliminary results give promising insight into the neural basis of the general metacognitive mechanism. By appropriating the classic methodology of sensory adaptation to confidence adaptation, we caused a change in the evaluation of confidence. This change in behaviour was predicted by the modified activity of the insula/inferior frontal gyrus, and possibly, the dACC.

While the insula and the dACC have been frequently been associated with confidence (Vaccaro & Fleming, 2018; Rouault et al., 2023), and decision-making more generally (Uddin et al., 2014), our approach showed more specifically that the insula is implicated in the evaluation of confidence. The substantial connectivity between the insula and other brain regions (Cauda et al., 2011) makes it a plausible candidate for commu-

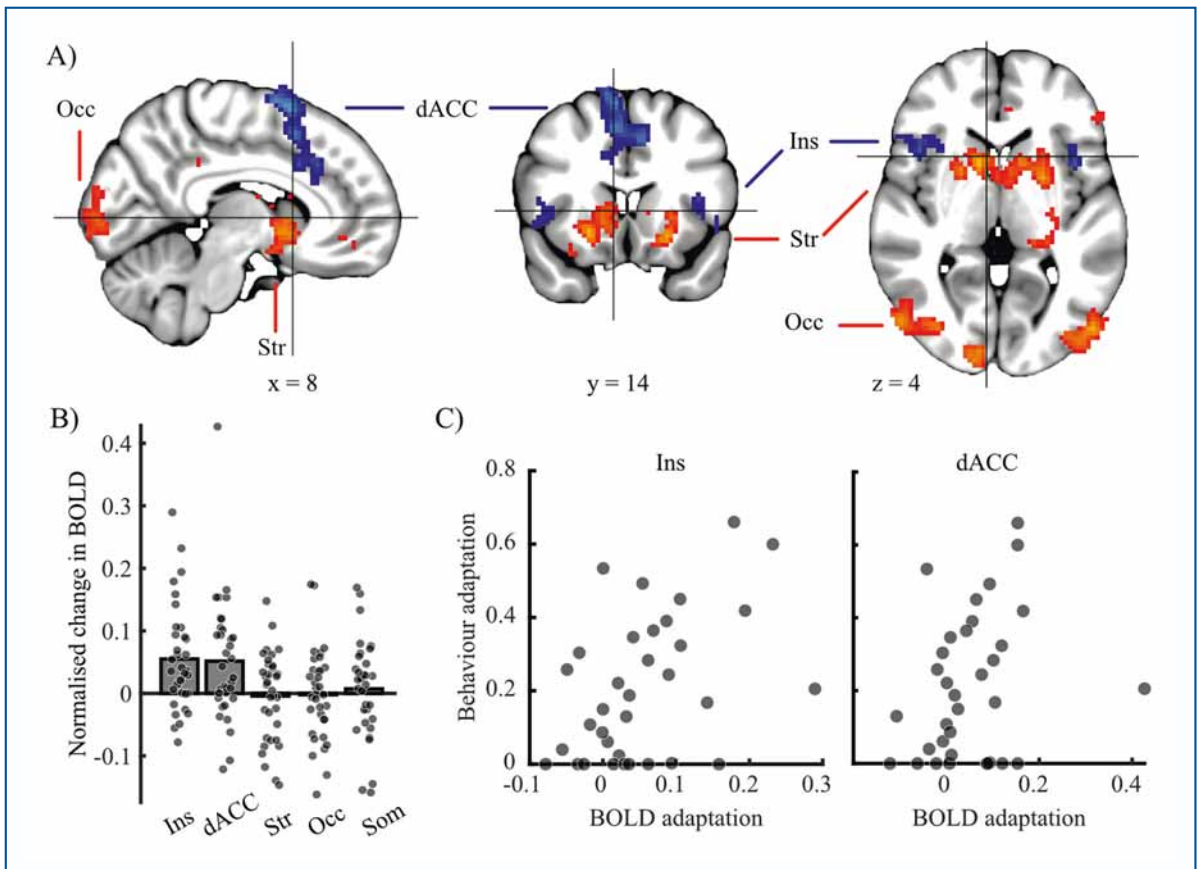


Figure 3. Activations associated with confidence and confidence adaptation. **A)** Regions of interest from a general linear model analysis (GLM) show a correlation between BOLD (Blood Oxygen Level Dependency, a proxy for neural activity) and confidence. Positive associations are shown in red, and negative in blue (the somatosensory region is not visible in this figure). **B)** Normalised change in BOLD in the adaptation condition compared to the baseline condition (the dots show individuals, and the bars, the average). **C)** The relation between the effect of adaptation on BOLD (normalised change from B), and the effect of adaptation on behaviour (estimated by the dual-channel model) for the insula (left) and the dorsal anterior cingulate cortex (right). **Abbreviations:** Ins, insula; dACC, dorsal anterior cingulate cortex; Str, striatum; Occ, occipital; Som, somatosensory.

nicating confidence signals for downstream processes, such as motivation and cognitive control. The functional coordination between the insula and the dACC, possibly via the Frontal Aslant Tract (associated with a multiple demand network; Kaufmann et al., 2023), deserves further investigation.

The other regions associated with confidence (occipital, somatosensory, and striatum) did not show a consistent change following adaptation, suggesting they reflect visual, motor, and motivational processes respectively, rather than the computation of confidence. Future analyses will explore other regions typically associated with

confidence, such as the ventromedial prefrontal cortex, to better understand their function in relation to confidence in the context of adaptation.

The confidence adaptation effect itself brings new insight into how we evaluate confidence. The dual-channel model suggests confidence results from a balance of signals tuned to evidence for and against our choice. The fact that confidence in one task influenced confidence in a different task provides causal evidence for a general metacognitive mechanism. More broadly, these results suggest that adaptation could be a fundamental mechanism operating to optimise neural resources (Gepshtein et al., 2013) across any brain process.

Acknowledgements

This work was performed in collaboration with Paolo Bartolomeo, Vincent de Gardelle, Pascal Mamassian, and Marion Rouault. We thank the Fyssen foundation for funding this research.

The fMRI experiment was conducted with thanks to the team of radiographers at the ICM (Margaux Couppey, Chahrazad Chenaf, Julie Debroussais, Fatiha Heumez, and Brunhilde Ventre), and the technical support of Benoît Béranger.



Modulation du comportement appétitif chez l'abeille domestique : interactions entre castes comportementales, saisonnalité et neuropeptide F court

Rafael C. DA SILVA

*Chercheur postdoctoral – Sorbonne Université, Université Paris Cité,
Université Paris-Est Créteil, CNRS, INRAE, IRD,
Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris
(UMR 7618), 4 place Jussieu, 75005 Paris*

Résumé

Les neuropeptides jouent un rôle central dans la régulation de l'alimentation, de la motivation et de l'apprentissage chez les animaux. Chez l'abeille domestique (*Apis mellifera*), ces processus sont intégrés non seulement à l'état physiologique individuel, mais aussi aux besoins collectifs de la colonie et à la dynamique saisonnière. Le fonctionnement des neuromodulateurs dans ce contexte social reste toutefois peu compris. Nous avons testé si le neuropeptide court F (sNPF), homologue invertébré du neuropeptide Y, module la motivation appétitive de manière dépendante du phénotype et du contexte. En comparant des ouvrières d'âges, de saisons et d'états physiologiques différents, nous avons évalué l'effet d'une augmentation du sNPF sur l'apprentissage associatif et la réactivité au sucre. Nos résultats montrent que les effets du sNPF varient selon l'état interne et le rôle social des individus. Plutôt que d'agir comme un simple signal de faim, le sNPF ajuste finement la motivation et la sensibilité sensorielle en fonction du contexte. Cette étude révèle comment l'organisation eusociale façonne la régulation neurobiologique de la motivation et soutient la plasticité comportementale dans les sociétés d'insectes.

Mots-clés :

Apprentissage olfactif, Sensibilité au saccharose, Consommation alimentaire, Abeilles d'hiver, Abeilles d'été, sNPF

Appetitive Behavior Modulation in Honeybees : Interactions Between Behavioral Castes, Seasonality and Short Neuropeptide F

Abstract

Neuropeptides play a central role in regulating feeding, motivation, and learning across animal species. In the honeybee (*Apis mellifera*), these processes are shaped not only by individual physiological state but also by colony needs and seasonal dynamics. However, how neuromodulators operate within such a socially structured system remains poorly understood. We investigated whether short neuropeptide F (sNPF), the invertebrate homolog of vertebrate neuropeptide Y, modulates appetitive motivation in a phenotype- and context-dependent manner. By comparing worker bees differing in age, season, and physiological state, we assessed how elevated sNPF levels affect associative learning and sucrose responsiveness. Our results show that the behavioral effects of sNPF vary according to internal state and social role. Rather than acting as a simple hunger signal, sNPF finely tunes motivation and sensory responsiveness depending on behavioral and seasonal context. These findings demonstrate how eusocial organization reshapes neurobiological regulation of motivation and supports behavioral plasticity in complex social systems.

Keywords:

Olfactory learning, Sucrose responsiveness, Food consumption, Winter bees, Summer bees, sNPF

Introduction

Les neuropeptides régulent une grande diversité de processus physiologiques et comportementaux, notamment l'alimentation, l'apprentissage et les comportements sociaux (Hökfelt *et al.*, 2000). Agissant comme neurohormones, neuromodulateurs ou neurotransmetteurs, ils modulent fréquemment les circuits neuronaux sous-jacents aux comportements complexes. Leur activité peut varier en fonction de différents facteurs tels que le phénotype individuel, l'âge, la saisonnalité ou le contexte environnemental (Lubawy *et al.*, 2020 ; Zhang *et al.*, 2024).

Parmi les neuropeptides, le neuropeptide Y (NPY) est largement étudié chez les vertébrés pour son rôle dans la régulation de l'alimentation, du stress et de la plasticité neuronale (par ex. Smith & Grueter, 2022 ; Beck & Pourié, 2013). Chez les invertébrés, les homologues du NPY comprennent le neuropeptide F (NPF) et le neuropeptide F court (sNPF), qui influencent la croissance, la reproduction et l'alimentation, suggérant des fonctions évolutivement conservées (Lingo *et al.*, 2007 ; Bestea *et al.*, 2022a). Chez les insectes, le sNPF est apparu comme un modulateur clé du comportement de recherche de nourriture et du traitement sensoriel. Par exemple, chez *Drosophila melanogaster*, le sNPF augmente l'activité des neurones sensoriels olfactifs afin de favoriser la recherche alimentaire en situation de privation nutritionnelle (Fadda *et al.*, 2019) et influence la formation de la mémoire appétitive (Knapek *et al.*, 2013).

Malgré l'accumulation de connaissances chez les insectes non sociaux, le rôle du sNPF chez les insectes sociaux, tels que l'abeille domestique (*Apis mellifera*), demeure encore peu exploré. Les abeilles sont remarquables par l'organisation complexe de leurs sociétés et leur grande flexibilité comportementale. Chaque colonie est dirigée par une seule reine, dont la fonction principale est la ponte, tandis que la majorité des individus sont des ouvrières. Ces dernières assurent l'ensemble des tâches essentielles au maintien de la colonie : alimentation et soin des larves, entretien du nid, défense contre les intrus et collecte de nectar et de pollen. Il est important de souligner que les ouvrières changent de rôle au cours de leur vie : les jeunes abeilles restent généralement à l'intérieur de la ruche (abeilles nourrices), tan-

dis que les plus âgées accomplissent des tâches plus risquées à l'extérieur (Seeley, 1982 ; Johnson, 2010). Aux alentours de 20 jours, de nombreuses ouvrières – appelées alors butineuses – commencent à récolter des ressources, une activité vitale pour la survie de la colonie. Contrairement à la plupart des animaux, les butineuses ne recherchent pas la nourriture parce qu'elles ont faim, mais parce qu'elles sont motivées par les besoins élevés de la colonie (Winston, 1991).

Les abeilles expriment des niveaux élevés de sNPF et de son récepteur, qui régulent conjointement des comportements appétitifs clés nécessaires à une butinage efficace (Ament *et al.*, 2011 ; Bestea *et al.*, 2022a,b). Une augmentation du signal sNPF accroît la sensibilité des abeilles aux solutions sucrées et aux odeurs florales, renforce leur motivation à consommer des aliments sucrés et améliore la formation de la mémoire visuelle (Bestea *et al.*, 2022a,b), des traits directement impliqués dans la collecte efficace des ressources. Les manipulations nutritionnelles modifient l'expression du récepteur du sNPF dans le cerveau des abeilles, soulignant son lien étroit avec la motivation alimentaire (Ament *et al.*, 2011). Toutefois, le rôle du sNPF dans l'apprentissage olfactif et la formation de la mémoire chez l'abeille – en particulier dans la capacité à apprendre des bouquets odorants floraux complexes à travers différents états physiologiques et saisonniers – reste largement inconnu.

Pour comprendre pleinement la fonction du sNPF chez l'abeille domestique, il est essentiel de prendre en compte la grande diversité des phénotypes des ouvrières. Une question centrale est de savoir si le sNPF joue des rôles similaires à travers les différents stades de vie et contextes saisonniers. Les ouvrières ne constituent en aucun cas un groupe homogène : leur physiologie et leur comportement varient en fonction de l'âge, de la saison et des besoins de la colonie. Ces différences modifient profondément le paysage neural et endocrinien dans lequel le sNPF agit, et peuvent influencer de manière déterminante la façon dont ce neuropeptide module les comportements appétitifs.

Les ouvrières présentent des phénotypes comportementaux distincts selon l'âge, la saison et le contexte colonial. Les abeilles d'été alternent entre différentes tâches au cours de leur vie –

passant du nourrissage à la butinage — et ne vivent généralement pas plus d'un mois (Seeley, 1982 ; Johnson, 2010). À l'inverse, les abeilles d'hiver — également appelées abeilles généralistes, car elles ne sont pas assignées à une tâche spécifique mais peuvent remplir divers rôles selon les besoins — émergent à la fin de l'été ou à l'automne et sont longévives, passant tout l'hiver à l'intérieur de la ruche. Elles présentent des adaptations physiologiques à la tolérance au froid, notamment des réserves lipidiques élevées (Fluri *et al.*, 1982 ; Döke *et al.*, 2015 ; Brejcha *et al.*, 2023). Ces différents groupes d'abeilles se distinguent par leurs profils neuroendocriniens (par exemple, les niveaux d'hormone juvénile et de vitellogénine), l'expression de gènes métaboliques et leurs comportements, suggérant une modulation différentielle par des neuropeptides tels que le sNPF (Münch *et al.*, 2010 ; Brejcha *et al.*, 2023).

Compte tenu de ces différences, la signalisation du sNPF pourrait moduler la motivation appétitive et l'apprentissage de manière dépendante du phénotype et du contexte. Sur la base des données existantes concernant le rôle du sNPF chez les butineuses (Bestea *et al.*, 2022a,b), nous avons cherché à déterminer si une augmentation artificielle des niveaux de sNPF chez les nourrices et les abeilles d'hiver — deux phénotypes bien nourris présentant une motivation appétitive relativement faible et travaillant généralement à l'intérieur de la ruche — pouvait au moins partiellement restaurer des traits caractéristiques des butineuses, tels qu'une forte motivation à répondre aux solutions sucrées et aux odeurs florales.

Grâce au soutien de la Fondation Fyssen, nous avons étudié l'influence du sNPF sur différents comportements appétitifs chez l'abeille domestique à travers des contextes saisonniers et nutritionnels, un aspect qui n'avait encore jamais été exploré. Plus précisément, nous avons utilisé le conditionnement pavlovien pour évaluer l'apprentissage associatif odeur-saccharose chez les abeilles d'hiver, les butineuses estivales et des abeilles estivales soumises à des manipulations nutritionnelles. Nous avons également examiné si une application topique de sNPF pouvait induire, chez des abeilles d'hiver et des nourrices bien nourries, des états comparables à ceux des butineuses. À cette fin, nous avons mesuré leur

sensibilité à différentes concentrations de saccharose, leurs réponses spontanées à des odeurs florales attractives et leur propension à consommer des aliments sucrés, afin d'évaluer le rôle du sNPF dans la motivation appétitive. Notre approche intégrée met en évidence des phénotypes appétitifs distincts parmi les castes d'abeilles, le sNPF modulant la motivation et l'apprentissage en adéquation avec des rôles comportementaux et des états physiologiques spécifiques. Ces résultats contribuent à une meilleure compréhension des mécanismes neuroendocriniens sous-tendant la plasticité comportementale des insectes sociaux face aux contraintes saisonnières et sociales.

Matériels et Méthodes

Collecte et manipulation des insectes

Des abeilles domestiques (*A. mellifera*) ont été collectées dans le rucher universitaire en fonction de la saison et de la caste comportementale. Les abeilles d'hiver ont été prélevées sur les cadres de ruche alors qu'elles effectuaient des tâches de thermorégulation à l'intérieur du nid. Les abeilles d'été comprenaient des butineuses, capturées dès leur atterrissage sur un nourrisseur entraîné contenant une solution de saccharose à 40 % afin de contrôler l'état de satiété, ainsi que des nourrices, collectées sur des cadres de couvain pendant l'inspection des cellules (soins aux larves).

Traitements pharmacologiques

Les abeilles ont été immobilisées individuellement dans des supports en plastique et ont reçu des traitements topiques appliqués sur le thorax, le segment médian du corps situé entre la tête et l'abdomen, où sont attachées les ailes et les pattes. Les abeilles étaient soit laissées sans traitement, soit traitées avec le solvant seul (contrôle), soit avec du sNPF dissous dans le solvant. Cette procédure a déjà été démontrée comme permettant d'augmenter les niveaux internes de sNPF (da Silva *et al.*, 2025).

Pour les abeilles d'hiver et d'été sans manipulation nutritionnelle, les individus ont été nourris avec 5 µL d'une solution de saccharose à 30 % (p/p), puis laissés au repos pendant deux heures avant d'être répartis en quatre groupes expérimentaux : non traitées, traitées au solvant (1 µL de 20 % DMSO / 80 % acétone), ou traitées au sNPF avec 1 µL à une concentration de 1 µg/µL

(« sNPF-1 ») ou de 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ (« sNPF-10 »). Cette expérience visait à déterminer si le sNPF influençait les comportements appétitifs chez des abeilles bien nourries, incluant les abeilles d'hiver possédant d'importantes réserves énergétiques et les abeilles d'été présentant des réserves lipidiques et glycogéniques plus faibles.

Pour les abeilles d'été soumises à une manipulation nutritionnelle, les individus ont d'abord été confinés dans des seringues pendant 15 minutes, puis soit privés de nourriture (« affamées »), soit nourris (« fed ») avec 5 μL d'un mélange miel-pollen-saccharose-eau, suivi de 15 μL d'une solution de saccharose à 50 %. Seules les abeilles entièrement nourries ont été incluses dans les analyses. Les abeilles nourries ont ensuite été réparties entre les groupes non traitées, traitées au solvant ou traitées au sNPF (1 μL à 1 ou 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$), tandis que les abeilles affamées servaient de contrôles positifs.

Chez les nourrices et les abeilles d'hiver, les mêmes groupes de traitement que pour les abeilles non manipulées nutritionnellement ont

été appliqués, à l'exception du groupe affamé, qui n'a pas été inclus en raison de leurs importantes réserves énergétiques (Döke *et al.*, 2015). Des individus différents ont été utilisés pour les tests de sensibilité au saccharose, de réactivité olfactive et de consommation alimentaire. Un schéma récapitulatif de la méthodologie est présenté à la Figure 1.

Conditionnement olfactif

Les abeilles ont été soumises au protocole pavlovien de conditionnement olfactif de la réponse d'extension du proboscis (PER). Dans ce test, des abeilles immobilisées apprennent à associer une odeur à une solution sucrée ; la réponse conditionnée correspond à l'extension du proboscis en réponse à l'odeur, anticipant la récompense alimentaire. Les abeilles naïves ne présentent pas de PER en réponse à l'odeur seule, mais réagissent au contact d'une solution sucrée sur les antennes. Un test préalable avec une solution de saccharose a été réalisé environ 30 minutes après le traitement topique afin de vérifier l'intégrité des réponses appétitives, puis

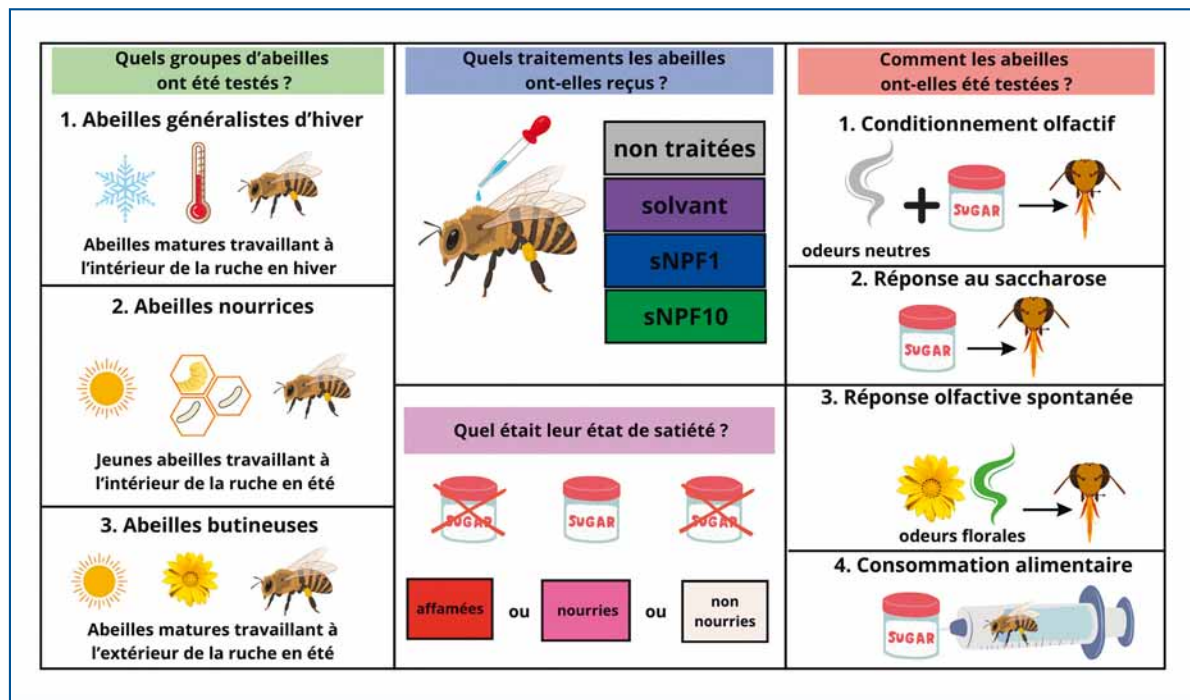


Figure 1 : Schéma illustrant l'organisation générale de l'étude. Il présente les différents types d'abeilles étudiés (abeilles d'hiver, nourrices et butineuses), les traitements appliqués (absence de traitement, solvant seul ou doses faibles et élevées), leurs états nutritionnels (affamées, nourries ou non manipulées), ainsi que les tests réalisés pour évaluer l'apprentissage, les réponses aux odeurs et au saccharose, et la consommation alimentaire

le conditionnement olfactif a débuté immédiatement après.

Dans le protocole de conditionnement absolu, soit le 2-hexanol, soit le 1-nonanal était associé à une récompense de saccharose à 50 % à l'aide d'un système automatisé de délivrance des odeurs. Chaque abeille recevait quatre appariements stimulus conditionnel–stimulus inconditionnel (CS–US). La rétention de la mémoire était évaluée une heure plus tard par la présentation du CS accompagné d'une odeur nouvelle, permettant d'évaluer la spécificité de la mémoire.

Comportements appétitifs chez les abeilles d'hiver et les nourrices

Trente minutes après le traitement, les abeilles ont été réparties dans l'un des tests suivants :

Test de sensibilité au saccharose

Ce test quantifie la réactivité innée des abeilles aux solutions sucrées, susceptible de varier entre individus. Des concentrations croissantes de saccharose (0,1–30 %) ont été appliquées sur les antennes, et la PER a été enregistrée. Le pourcentage d'abeilles répondant à chaque concentration a été mesuré, ainsi que des scores individuels (1–6) correspondant au nombre de concentrations ayant déclenché une PER.

Test de réactivité olfactive appétitive spontanée

Ce test évalue la PER innée à des odorants possédant une valeur appétitive intrinsèque. Les réponses à linalol et au 2-phényléthanol (odeurs florales) ont été enregistrées, avec un intervalle de 35 minutes entre les deux présentations.

Test de consommation alimentaire

Ce test quantifie la quantité de nourriture consommée individuellement par les abeilles soumises aux différents traitements. Les abeilles, enfermées individuellement dans des seringues, se voyaient proposer 100 µL d'une solution de saccharose à 20 % via un embout Eppendorf inséré dans l'ouverture de la seringue. La consommation, exprimée en µL, était mesurée après une heure.

Analyses statistiques

La réponse d'extension du proboscis (PER) a été codée comme une variable binaire (présence = 1 / absence = 0) et analysée à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) à distribution binomiale, avec le traitement, l'odeur et l'essai comme effets fixes, et la ruche et

l'identifiant de l'abeille comme effets aléatoires (analyses séparées pour les performances globales d'apprentissage, la sensibilité au saccharose et la réactivité olfactive spontanée). Les scores d'apprentissage (données de comptage) ont été comparés à l'aide des tests de Kruskal–Wallis et de Mann–Whitney U. La spécificité de la mémoire (pourcentages) a été évaluée à l'aide de tests du Chi-deux et de tests de Marascuilo. Les scores de sensibilité au saccharose (données de comptage) ont été analysés à l'aide de GLMM de Poisson, tandis que la consommation alimentaire (variable continue, en µL) a été analysée à l'aide de modèles linéaires (LM) ou de modèles linéaires généralisés à distribution Gamma (GLM), selon les cas. Les comparaisons par paires ont été réalisées avec le package *emmeans*, en appliquant une correction de Tukey. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sous R (packages *lme4*, *emmeans*, *multcomp* et *stats*).

Résultats

Apprentissage olfactif selon la saison et l'état nutritionnel

Abeilles d'hiver. Tous les groupes ont appris à associer l'odeur à la solution de saccharose au cours des quatre essais (Figure 2Aa ; tous $p < 0,001$), mais les abeilles traitées au sNPF n'ont montré aucune amélioration par rapport aux témoins non traités (tous $p > 0,05$). La rétention de la mémoire ne différait pas entre les groupes (Figure 3A). Ainsi, l'augmentation des niveaux de sNPF n'a pas amélioré l'apprentissage olfactif ni la mémoire chez les abeilles d'hiver.

Abeilles d'été sans manipulation nutritionnelle. Tous les groupes ont appris l'association CS–US (Figure 2B ; tous $p < 0,001$). Les abeilles traitées au sNPF ont présenté de meilleures performances globales d'apprentissage que les abeilles traitées au solvant (sNPF-1 : $p < 0,001$; sNPF-10 : $p = 0,025$) et ont acquis l'association plus rapidement, dès le premier essai ($p = 0,001$ et $p = 0,038$, respectivement). La rétention de la mémoire était similaire entre les groupes, avec seulement une tendance non significative à une réduction de la généralisation chez les abeilles sNPF-1 (Figure 3B). Globalement, chez les butineuses estivales, qui présentent déjà une forte motivation appétitive, le sNPF induit une amélioration subtile de l'acquisition sans effet sur la rétention de la mémoire.

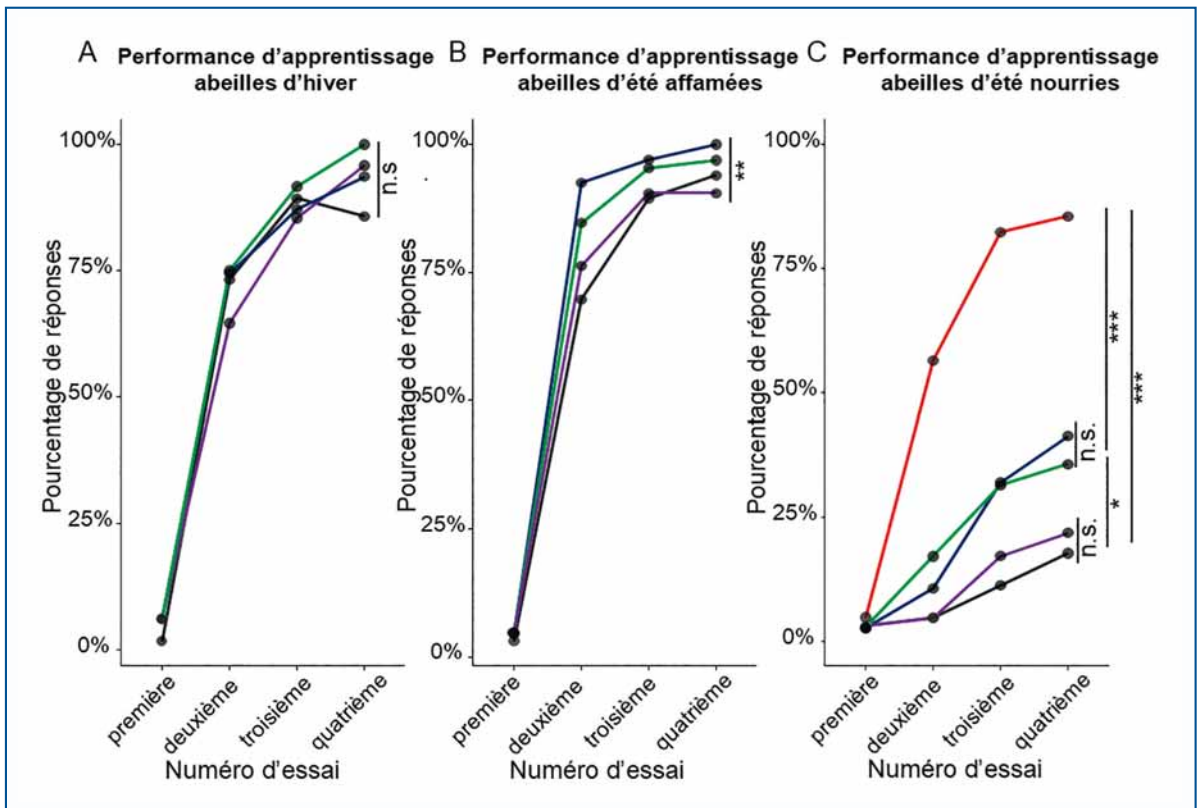


Figure 2 : Cette figure présente les performances d'apprentissage, exprimées comme le pourcentage d'abeilles (y-axe) ayant appris à associer une odeur à une récompense, mesuré au cours de quatre essais d'entraînement (x-axe). (A) Abeilles d'hiver non soumises à une restriction alimentaire, comparant des abeilles non traitées (ligne grise), des abeilles traitées uniquement avec le solvant (ligne violette) et des abeilles traitées avec des doses faibles (ligne bleue) ou élevées (ligne verte) de sNPF. (B) Abeilles d'été affamées, testées dans les mêmes conditions de traitement. (C) Abeilles d'été sous différentes conditions nutritionnelles, incluant des abeilles affamées (ligne rouge) et des abeilles nourries, soit non traitées (ligne grise), traitées au solvant (ligne violette), soit traitées avec des doses faibles (ligne bleue) ou élevées (ligne verte) de sNPF. Les lignes verticales indiquent la réponse moyenne de chaque groupe. Les symboles en forme d'astérisque indiquent des différences statistiquement significatives entre les groupes, tandis que « n.s. » indique l'absence de différence significative.

Abeilles d'été avec manipulation nutritionnelle. Tous les groupes ont appris l'association CS-US (Figure 2C ; tous $p \leq 0,015$), avec des différences significatives de performance entre groupes (GLMM, $p < 0,001$). Les abeilles affamées ont montré les meilleures performances d'apprentissage, tandis que les témoins nourris (non traités ou traités au solvant) ont présenté les performances les plus faibles, comme attendu en raison d'une motivation appétitive réduite. Les abeilles nourries traitées au sNPF ont montré de meilleures performances d'apprentissage que les deux groupes témoins, mais des performances inférieures à celles des abeilles affamées. Lors du test de mémoire (Figure 3C), les abeilles affamées et les abeilles

traitées au sNPF-10 ont présenté des niveaux similaires et élevés de mémoire spécifique, tandis que les abeilles sNPF-1 ont montré une amélioration intermédiaire. Ces résultats indiquent que le traitement au sNPF améliore l'apprentissage et la rétention de la mémoire chez les abeilles nourries en augmentant leur motivation appétitive.

Comportements appétitifs chez les nourrices et les abeilles d'hiver

Sensibilité au saccharose

Abeilles d'hiver. Chez les abeilles d'hiver, les traitements sNPF-1 et sNPF-10 ont significativement augmenté la sensibilité au saccharose au niveau populationnel (GLMM ; $p < 0,001$) par

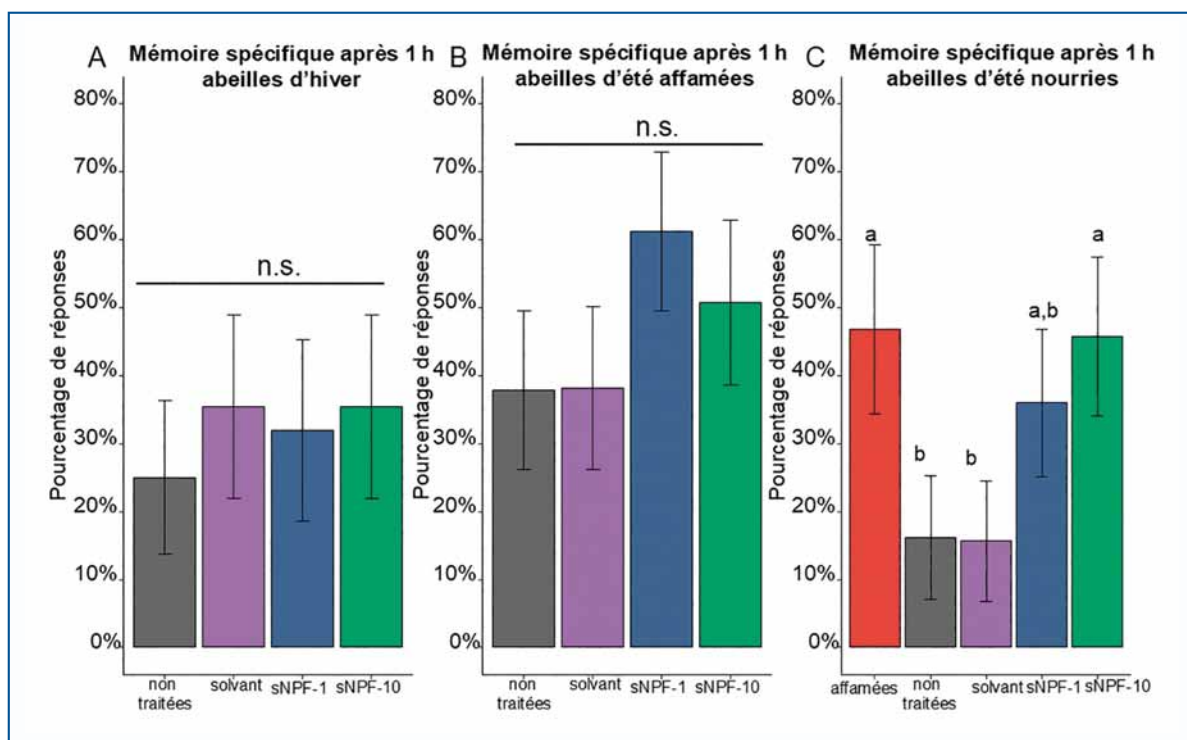


Figure 3 : Cette figure met en évidence les réponses de mémoire spécifique une heure après l'entraînement, exprimées comme le pourcentage d'abeilles répondant à l'odeur conditionnée (CS) (y-axis). (A) Abeilles d'hiver non soumises à une restriction alimentaire, comparant des abeilles non traitées (gris), des abeilles traitées uniquement avec le solvant (violet) et des abeilles traitées avec des doses faibles (bleu) ou élevées (vert) de sNPF. (B) Abeilles d'été affamées, testées dans les mêmes conditions de traitement. (C) Abeilles d'été sous différentes conditions nutritionnelles, incluant des abeilles affamées (rouge) et des abeilles nourries, soit non traitées (gris), traitées au solvant (violet), soit traitées avec des doses faibles (bleu) ou élevées (vert) de sNPF. Les barres représentent le pourcentage d'abeilles répondant à l'odeur, avec des intervalles de confiance à 95 %. Des lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives entre les groupes ($p < 0,05$).

rapport aux groupes non traités et traités au solvant, sans différence entre les deux doses de sNPF (Figures 4A, 4B). Les scores individuels de sensibilité au saccharose ont suivi le même schéma ($p < 0,001$).

Abeilles nourries. À l'inverse, le traitement au sNPF n'a affecté ni la sensibilité au saccharose au niveau populationnel ni les scores individuels chez les abeilles nourries (Figures 4C, 4D ; tous $p > 0,1$).

Réactivité olfactive spontanée

Abeilles d'hiver. Chez les abeilles d'hiver, la réactivité olfactive spontanée ne différait pas entre les groupes de traitement (Figure 5A ; tous $p > 0,18$).

Abeilles nourries. Chez les abeilles nourries, les traitements sNPF-1 et sNPF-10 ont significativement augmenté la probabilité de

réponse aux odorants par rapport aux groupes témoins (GLMM ; $p < 0,001$; Figure 5B).

Consommation alimentaire

Abeilles d'hiver. Chez les abeilles d'hiver, le sNPF n'a eu aucun effet sur la consommation de saccharose (LM ; $p > 0,05$).

Abeilles nourries. Chez les abeilles nourries, le traitement sNPF-10 a légèrement réduit la consommation de saccharose ($p = 0,034$), mais les analyses post hoc n'ont révélé aucune différence significative entre les groupes. Ainsi, le traitement au sNPF n'a pas augmenté la consommation alimentaire dans aucun des deux groupes, indépendamment du régime.

En résumé, le sNPF a augmenté la sensibilité au saccharose chez les abeilles d'hiver et la réactivité olfactive spontanée chez les abeilles nour-

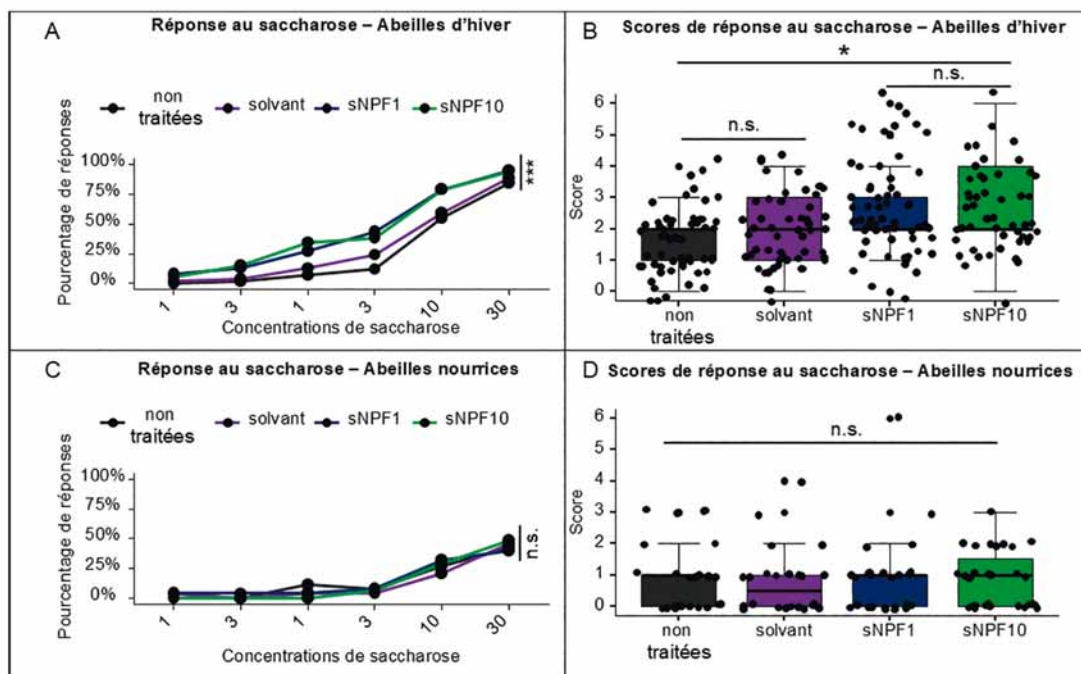


Figure 4 : Cette figure montre l'effet du sNPF sur la réponse des abeilles au sucre lors d'une stimulation antennaire. Les panneaux A et C présentent le pourcentage d'abeilles d'hiver et d'abeilles nourries qui ont étendu la trompe en réponse à des concentrations croissantes de saccharose (1 % à 30 %) (y-axis). Les panneaux B et D montrent les scores individuels (y-axis), correspondant au nombre total de concentrations de saccharose ayant déclenché une extension de la trompe chez chaque abeille, avec des valeurs allant de 0 à 6. Les groupes expérimentaux comprennent des abeilles non traitées (gris), des abeilles traitées avec le solvant (violet), ainsi que des abeilles traitées avec une faible (bleu) ou une forte (vert) concentration de sNPF. Les astérisques indiquent des différences statistiquement significatives entre les groupes, tandis que « n.s. » indique l'absence de différence significative.

rices, suggérant un rôle modulateur dépendant de la saison et de la tâche comportementale.

Discussion

Nos résultats fournissent des preuves convaincantes que le neuropeptide court F (sNPF) joue un rôle central mais dépendant du contexte dans la modulation de la motivation appétitive chez les abeilles, avec des effets modulés par la saison, l'état nutritionnel et de satiété, ainsi que par les exigences sociales. Les manipulations des niveaux de neuropeptide

“Nos résultats fournissent des preuves convaincantes que le neuropeptide court F (sNPF) joue un rôle central mais dépendant du contexte dans la modulation de la motivation appétitive chez les abeilles, avec des effets modulés par la saison, l'état nutritionnel et de satiété, ainsi que par les exigences sociales.”

court F (sNPF) ont révélé que les abeilles estivales, en particulier celles nourries, présentaient une amélioration significative de l'apprentissage

et de la spécificité de la mémoire, tandis que les abeilles d'hiver montraient une réactivité minimale au neuropeptide court F (sNPF). Cette dichotomie saisonnière reflète probablement des différences physiologiques fondamentales : les abeilles d'hiver, caractérisées par des niveaux élevés de vitellogénine, de faibles taux d'hormone juvénile et d'importantes réserves nutritives, adoptent un

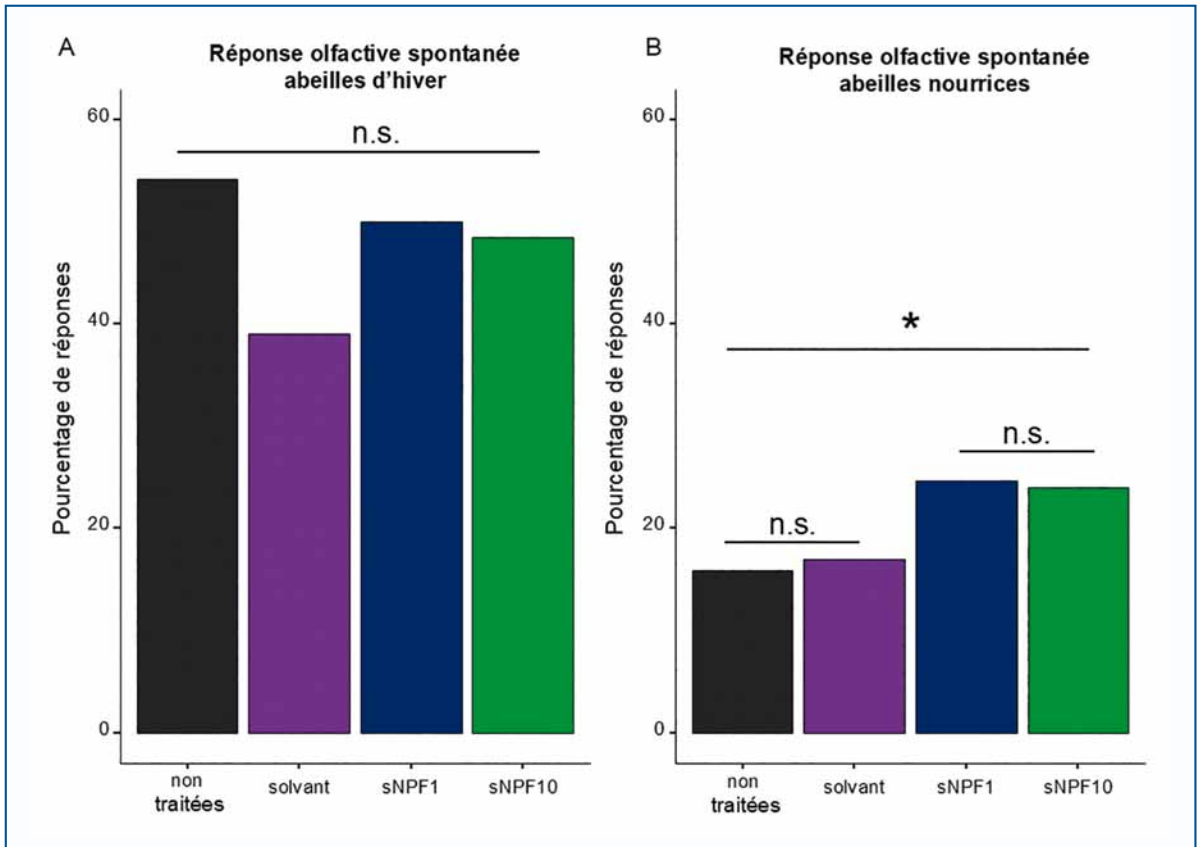


Figure 5 : Cette figure représente les réponses spontanées (y-axe) à des odeurs florales enregistrées chez les abeilles d'hiver (A) et les abeilles nourrices (B), en l'absence de stimulation sucrée. Les groupes incluent des abeilles non traitées (gris), des abeilles traitées avec le solvant (violet), et des abeilles traitées avec une faible (bleu) ou une forte (vert) concentration de sNPF. Les astérisques indiquent des différences statistiquement significatives entre les groupes, tandis que « n.s. » indique l'absence de différence significative. Les barres représentent l'ensemble des réponses des abeilles aux deux odorants testés (linalool et 2-phényléthanol).

état métaboliquement conservateur avec une réactivité sensorielle réduite, cohérent avec leur rôle généraliste et hivernal. En revanche, les abeilles estivales – en particulier les butineuses –, qui ne disposent pas de ressources énergétiques internes contrairement aux abeilles d'hiver, font face à de fortes demandes énergétiques et à des états nutritionnels fluctuants, rendant leur voie de signalisation neuropeptide court F (sNPF) plus plastique et réactive à la modulation.

De plus, l'impact différentiel du neuropeptide court F (sNPF) sur la réactivité gustative versus olfactive chez les abeilles d'hiver et les nourrices suggère un réglage fin du système neuropeptide court F (sNPF) en fonction des exigences saisonnières et sociales (Döke et al., 2015). Alors que

le neuropeptide court F (sNPF) augmentait la sensibilité au saccharose chez les abeilles d'hiver, il augmentait principalement la réactivité olfactive spontanée chez les nourrices, optimisant potentiellement leur sensibilité aux indices olfactifs liés au couvain, essentiels pour les soins dans la ruche. Cette spécificité fonctionnelle reflète l'intégration des états nutritionnels internes, des signaux sociaux externes tels que les phéromones du couvain et des facteurs environnementaux, renforçant l'hypothèse selon laquelle la signalisation neuropeptide court F (sNPF) s'adapte dynamiquement pour répondre aux besoins de la colonie tout au long de l'année.

Nos données soulignent également que les effets modulateurs du neuropeptide court F

(sNPF) s'inscrivent dans un réseau neuromodulateur plus large. Les voies dopaminergiques, octopaminergiques et leucokinétiques interagissent avec le neuropeptide court F (sNPF) pour réguler la motivation alimentaire et le traitement sensoriel, avec des variations dans ces systèmes en fonction de la caste, de l'âge et du contexte social (da Silva et al., 2024). Par exemple, les niveaux de dopamine sont corrélés au comportement de recherche alimentaire chez les butineuses mais restent faibles chez les nourrices (Huang et al., 2022), tandis que l'octopamine soutient le traitement des récompenses et les transitions dans la division du travail (Hammer, 1993 ; Wagener-Hulme et al., 1999 ; Barron et al., 2007). Ces interactions expliquent probablement pourquoi la manipulation d'un seul neuropeptide ne produit qu'une restauration partielle des comportements, soulignant l'intérêt de futures études sur les effets synergiques et les interactions au niveau des circuits de ces modulateurs.

Enfin, ces résultats illustrent comment l'eusocialité façonne la régulation neurobiologique de la motivation de manière différente par rapport aux espèces solitaires comme *Drosophila* (Tonoki et al., 2020). Cette divergence adaptative met en évidence le raffinement évolutif des systèmes neuropeptidiques pour équilibrer les contraintes physiologiques individuelles avec des rôles sociaux complexes. En résumé, notre analyse intégrée montre que le neuropeptide court F (sNPF) fonctionne comme un neuromodulateur flexible dont l'influence sur la motivation appétitive et l'apprentissage associatif est modulée par une confluence de facteurs, incluant la saison, l'état nutritionnel, l'âge et le rôle social. Cette modulation multifactorielle permet aux abeilles d'ajuster finement leur réactivité sensorielle et leurs comportements alimentaires, optimisant leurs performances et leur contribution au succès de la colonie dans des contextes environnementaux et sociaux fluctuants. Les recherches futures visant à décrire les mécanismes moléculaires et neuronaux sous-jacents à ces interactions, en particulier le dialogue entre le neuropeptide court F (sNPF) et d'autres neuromodulateurs dans différentes régions cérébrales, fourniront des insights essentiels sur les bases neuronales de la plasticité comportementale chez les insectes eusociaux.

Remerciements

Je souhaite exprimer ma profonde gratitude à la Fondation Fyssen pour le financement de mon projet postdoctoral, que j'ai eu l'immense plaisir de réaliser et qui a représenté ma porte d'entrée pour mener mes recherches en France. Je tiens également à remercier sincèrement le personnel administratif de la Fondation Fyssen pour leur accompagnement constant, leur soutien et leur efficacité tout au long de mes années de postdoctorat. Leur aide a été précieuse pour m'orienter dans tous les aspects administratifs et logistiques de mon projet. Je remercie également l'Université Toulouse III – Paul Sabatier, qui m'a accueilli dans un premier temps et où j'ai réalisé une partie de mon travail, ainsi que Sorbonne Université, qui m'a accueilli durant les mois suivants de mon séjour de recherche. Un remerciement tout particulier à mes superviseurs, la Dr Maria Gabriela de Brito Sánchez et le Prof. Dr. Martin Giurfa, qui ont consacré – et continuent de consacrer – une part précieuse de leur temps à l'avancement de mes recherches en France. Je leur suis profondément reconnaissant pour chaque discussion, chaque conseil et chaque échange depuis 2023. Je remercie également les étudiantes que j'ai eu le plaisir d'encadrer et qui ont contribué à la réalisation d'une partie de mes travaux – Safa El Abdi, Bérénice Nahmias, Alexie Magitter, Mariana Pupo Cassinelli, Ayushi Waghmare et Katell Ducamp – ainsi que l'ensemble des membres du laboratoire qui ont toujours su créer un environnement sain, bienveillant et convivial depuis mon arrivée en France : Catherine Macri, Luigi Baciadonna, Marco Paoli, Yuan Lai et Frank Weber.

Bibliographie

- Ament SA et al. 2011. *Insect Mol Biol* 20 :335–345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2011.01068.x>
- Barron AB et al. 2007. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104 :1703–1707. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610506104>
- Beck B, Pourié G. 2013. *Nutr Rev* 71 : 541–561. <https://doi.org/10.1111/nure.12045>
- Bestea L et al. 2022. *iScience* 25 :103619. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103619>
- Bestea L et al. 2022. *Biol Lett* 18 :20210520. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0520>

- Brejcha M et al. 2023. *J Insect Physiol* 146 :104504. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-41558-3>
- da Silva RC et al. 2024. *Curr Opin Neurobiol* 89 :102930. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2024.102930>
- da Silva RC et al. 2025. *Proc. R. Soc. B : Biol. Sci* B 292 :2051 <https://doi.org/10.1098/rspb.2025.0655>
- Döke MA et al. 2015. *Curr Opin Insect Sci* 10 :185–193. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.014>
- Fadda M et al. 2019. *Front Endocrinol* 10 :64. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00064>
- Fluri P et al. 1982. *J Insect Physiol* 28 :61–68. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90023-3](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90023-3)
- Hökfelt T et al. 2000. *Neuropharmacology* 39 :1337–1356. [https://doi.org/10.1016/S0028-3908\(00\)00010-1](https://doi.org/10.1016/S0028-3908(00)00010-1)
- Huang J et al. 2022. *Science* 376 :508–512. <https://doi.org/10.1126/science.abm1550>
- Johnson BR. 2010. *Behav Ecol Sociobiol* 64 :305–316. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0874-7>
- Knapek S et al. 2013. *J Neurosci* 33 : 5340–5345. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2287-12.2013>
- Lingo PR et al. 2007. *Neuroscience* 148 :371–374. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2007.06.010>
- Lubawy J et al. 2020. *Front Physiol* 11 :376. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00376>
- Münch D, Amdam GV. 2010. *FEBS Lett* 584 :2496–2503. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.04.007>
- Robinson GE. 1992. *Annu Rev Entomol* 37 :637–665. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.003225>
- Seeley TD. 1982. *Behav Ecol Sociobiol* 11 :287–293. <https://doi.org/10.1007/BF00299306>
- Smith NK, Grueter BA. 2022. *FEBS J* 289 :922–936. <https://doi.org/10.1111/febs.15791>
- Wagener-Hulme C et al. 1999. *J Comp Physiol A* 184 :471–479. <https://doi.org/10.1007/s003590050347>
- Winston ML. 1991. *The Biology of the Honey Bee*. Harvard Univ Press.
- Zhang Z et al. 2024. *eLife* 13 :e97298. <https://doi.org/10.7554/eLife.97298.1>

Introduction

Neuropeptides regulate diverse physiological and behavioral processes, including feeding, learning, and social behavior (Hökfelt et al., 2000). Acting as neurohormones, neuromodulators, and neurotransmitters, neuropeptides often modulate neural circuits underlying complex behaviors. Their activity can vary depending on different traits such as individual phenotype, age, seasonality, or environmental context (Lubawy et al., 2020; Zhang et al., 2024).

Among neuropeptides, neuropeptide Y (NPY) is well-studied in vertebrates for its regulation of feeding, stress, and neuroplasticity (e.g., Smith & Grueter 2022; Beck & Pourié 2013). In invertebrates, homologs of NPY include neuropeptide F (NPF) and short neuropeptide F (sNPF), which influence growth, reproduction, and feeding, suggesting evolutionarily conserved roles (Lingo et al., 2007; Bestea et al., 2022a). In insects, sNPF has emerged as a key modulator of foraging and sensory processing. For example, in *Drosophila melanogaster*, sNPF enhances olfactory sensory neuron activity to promote food-search behaviors during starvation (Fadda et al., 2019), and influences appetitive memory formation (Knapek et al. 2013).

Despite growing knowledge in non-social insects, the role of sNPF in social insects such as honey bees (*Apis mellifera*) remains less explored. Honey bees are remarkable for their highly organized societies and behavioral flexibility. Each colony is headed by a single queen, whose main role is egg laying, while most individuals are female workers. These workers carry out all the essential tasks that keep the colony alive: feeding and caring for larvae, maintaining the nest, defending against intruders and foraging for nectar and pollen. Importantly, workers shift roles as they age—young bees usually stay inside the hive (also known as nurse bees), and older bees take on riskier tasks outside (Seeley, 1982; Johnson, 2010). Around 20 days of age, many workers (also known as forager bees) begin foraging, a vital activity that sustains the colony. Unlike most animals, the forager bees do not search for food because they are hungry, instead they get motivated to leave their hives and visit the flowers in response to the high colony demands (Winston, 1991). Honey bees express

high levels of the neuropeptide sNPF and its receptor, which together regulate key appetitive behaviors essential for successful foraging (Ament et al., 2011; Bestea et al., 2022a,b). Elevated sNPF signaling enhances bees' responsiveness to sucrose solutions and floral odors, increases their motivation to consume sugary foods, and improves visual memory formation (Bestea et al., 2022a,b)—all these traits directly support efficient resource collection. Nutritional manipulations alter the expression of the sNPF receptor in bee brains, emphasizing its connection to motivation to consume food (Ament et al., 2011). However, the role of sNPF in olfactory learning and memory formation in bees—particularly in supporting the ability to learn complex floral scent bouquets across different physiological and seasonal states—remains largely unknown.

To fully understand sNPF function in honey bees, it is essential to account for the marked diversity of female worker phenotypes. A central question is whether sNPF plays similar roles across different bee stages and seasonal contexts. Worker bees are far from constituting a uniform group—their physiology and behavior shift with age, season, and colony demands. These differences reshape the neural and endocrine landscape in which sNPF operates and may critically influence how this neuropeptide modulates appetitive behaviors. Honey bee workers display distinct behavioral phenotypes depending on age, season, and colony context. Summer bees switch between tasks as they age (from nursing to foraging as mentioned above) and live no longer than a month (Seeley, 1982; Johnson, 2010). In contrast, winter bees—also known as generalist bees, since they do not engage in a single specific task but are instead able to perform a wide range of duties as needed—emerge at the end of summer or in autumn and are long-lived, as they spend the entire winter inside the hive. They are physiologically adapted for cold tolerance, with high internal fat reserves (Fluri et al., 1982; Döke et al., 2015; Brejcha et al., 2023). These groups of bees differ in neuroendocrine profiles (e.g., juvenile hormone and vitellogenin levels), metabolic gene expression, and behavior, highlighting the potential for differential modulation by neuropeptides such as sNPF (Münch et al., 2010; Brejcha et al., 2023).

Given these differences, sNPF signaling may modulate appetitive motivation and learning in a phenotype- and context-dependent manner. Based on existing evidence for the role of sNPF in forager bees (Beste et al. 2022a,b), we asked whether elevating artificially sNPF levels in nurse and winter bees—both well-nourished phenotypes with lower appetitive motivation that typically work only inside the hive—could at least partially rescue traits characteristic of foragers (e.g., high appetitive motivation to respond to sucrose solution and floral odors).

Thanks to the support of the Fyssen Foundation, we investigated how sNPF influences a variety of appetitive behaviors in honey bees across seasonal and nutritional contexts, an aspect that was never investigated before. Specifically, we employed Pavlovian conditioning to assess odor-sucrose associative learning in winter bees, summer foragers, and nutritionally manipulated summer bees. We also tested whether topical sNPF application could induce forager-like states in well-nourished winter and nurse bees. Specifically, we assessed their responsiveness to different sucrose concentrations, their spontaneous reactions to attractive floral odors, and their propensity to consume sugary food, to evaluate sNPF's role in appetitive motivation. Our integrated approach reveals distinct appetitive phenotypes among honey bee castes, with sNPF modulating motivation and learning in alignment with specific behavioral roles and physiological states. These findings advance understanding of the neuroendocrine mechanisms underpinning behavioral plasticity in social insects adapting to seasonal and social demands.

Materials and Methods

Insect Collection and Handling Procedures

Honey bees (*A. mellifera*) were collected from the university apiary according to season and caste. Winter bees were sampled from hive frames while performing in-hive thermoregulatory tasks. Summer bees included foragers, captured at a trained 40% sucrose feeder immediately upon landing to control satiety, and nurses, collected from brood frames while performing cell inspection (larvae care).

Pharmacological Treatments

Bees were mounted individually in plastic holders and received topical treatments on the thorax, the middle body segment between head and abdomen where wings and legs are attached. Bees were left untreated or topically treated with either solvent (control) or sNPF added to the solvent. This procedure has been shown to elevate the internal levels of sNPF (da Silva et al 2025).

For winter and summer bees without nutritional manipulation, individuals were fed 5 μ L of a 30% (w/w) sucrose solution, rested for two hours and assigned to four treatment groups: untreated, solvent-treated (1 μ L of 20% DMSO/80% acetone), or sNPF-treated with 1 μ L at either 1 μ g/ μ L ('sNPF-1') or 10 μ g/ μ L ('sNPF-10'). This experiment tested whether sNPF influenced appetitive behaviors in well-nourished winter bees (with high energy reserves) and summer bees (with lower fat and glycogen stores).

For summer bees with nutritional manipulation, individuals were first confined in syringes for 15 minutes and either deprived of food ('starved')

or fed with 5 μ L of honey-pollen-sucrose-water mixture followed by 15 μ L of 50% sucrose solution. Only fully fed bees were included. Fed bees were then assigned to fed untreated, solvent-treated, or sNPF-treated groups (1 μ L at 1 or 10 μ g/ μ L), while starved bees served as positive controls.

For nurse and winter bees, the same treatment groups as non-manipulated bees were applied, except that no starved group was included due to their substantial energy reserves (Döke et al., 2015). Different individuals were used across sucrose responsiveness, olfactory responsiveness, and food consumption assays. A diagram summarizing the methodological section can be found in Figure 1.

Olfactory Conditioning

Bees were subjected to the Pavlovian protocol of the olfactory conditioning of the proboscis extension response (PER). In this assay, harnessed bees learn to associate an odor with sucrose solution; the conditioned response is PER to the odorant that anticipates the food reward. Naïve bees do not respond with PER to

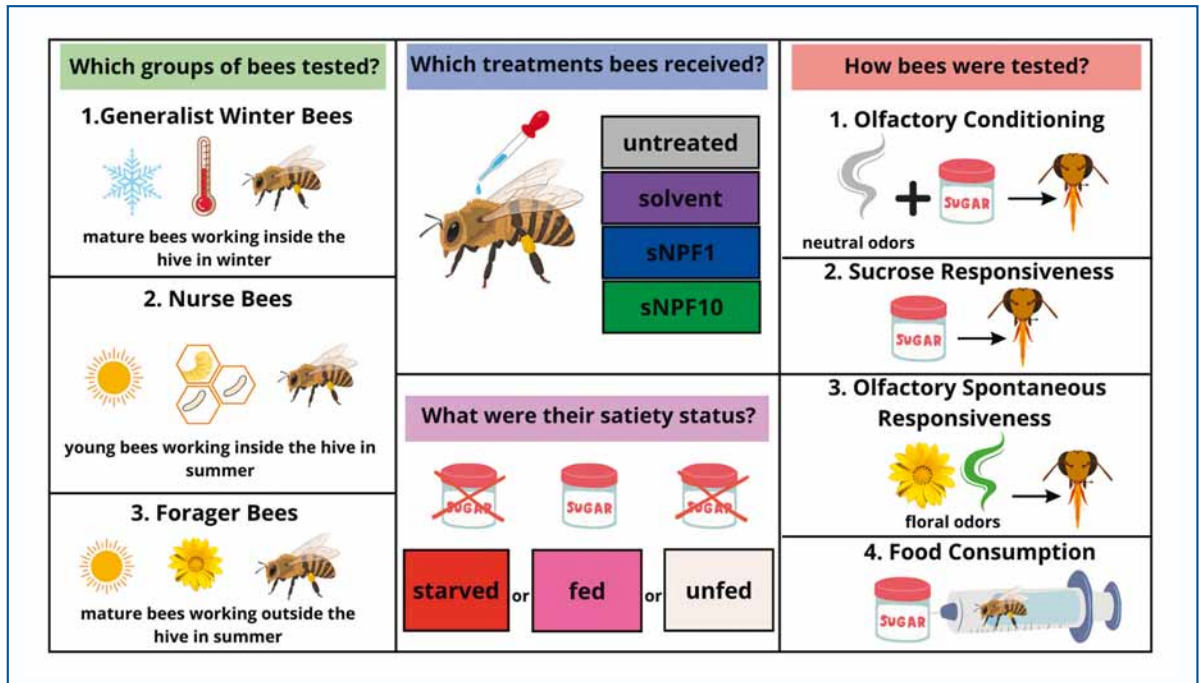


Figure 1: This diagram shows how the study was organized. It illustrates the different types of bees studied (winter bees, bees that care for larvae, and bees that collect food), the treatments they received (no treatment, a harmless liquid, or small and larger doses), their feeding conditions (hungry, partly fed, or not fed), and the kinds of tests carried out to examine learning, responses to smells and sugar, and food consumption.

the odorant but respond to the contact of sugar solution with their antennae. Screening with sucrose solution was performed ~30 minutes after topical treatment to confirm intact appetitive responses, and olfactory conditioning began immediately afterwards. In the absolute conditioning protocol, either 2-hexanol or 1-nonanal was paired with a 50% sucrose reward using an automated odor delivery system. Each bee received four CS-US pairings, and memory retention was assessed 1 h later by presenting the CS along with a novel odor for determining memory specificity.

Appetitive Behaviors in Winter and Nurse Bees

Thirty minutes after the treatment, bees were divided into one of the following experiments:

Sucrose Responsiveness Assay: This assay quantifies the innate responsiveness of bees to sucrose solution, which may differ across individuals. To this end, increasing sucrose concentrations (0.1–30%) were presented to the bees' antennae and PER was measured; the percentage of bees responding to each concentration was recorded as well as individual scores (1–6) which reflected the number of concentrations eliciting PER. **Appetitive Olfactory Spontaneous Responsiveness Assay:** This assay quantifies innate PER to odorants with an intrinsic appetitive value. PER to linalool and 2-phenylethanol (floral odors) was recorded with a 35 minutes interval between odors. **Food Consumption Assay:** This assay quantifies the amount of food consumed individually by bees subjected to different treatments. Bees enclosed in individual syringes were offered 100 μ L of 20% sucrose via an Eppendorf tip inserted in the syringe hub; intake in μ L was measured after 1 h.

Statistical Analyses

PER was coded as a binary variable (presence = 1 / absence = 0) and analyzed with binomial GLMMs, with treatment, odor, and trial as fixed effects, and date, hive, and bee ID as random effects (population-level performances in learning and sucrose responsiveness, and spontaneous olfactory responsiveness separately). Learning scores (count data) were compared using Kruskal–Wallis and Mann–Whitney U tests. Memory specificity (percentage) was

assessed with Chi-squared and Marascuilo tests. Sucrose responsiveness scores (count data) used Poisson GLMMs; food consumption (continuous, in μ L) used LM or Gamma GLM as appropriate. Pairwise comparisons used emmeans with Tukey correction. Analyses were conducted in R (lme4, emmeans, multcomp, stats).

Results

Olfactory Learning by Season and Feeding State

Winter bees – All groups learned to associate the odorant with the sucrose solution across the four trials (Figure 2Aa; all $p < 0.001$), but sNPF-treated bees showed no improvement over untreated controls (all $p > 0.05$). Memory retention did not differ between groups (Figure 3A). Thus, increasing sNPF levels did not enhance olfactory learning or memory in winter bees.

Summer bees without nutritional manipulation – All groups learned the CS–US association (Figure 2B; all $p < 0.001$). sNPF-treated bees showed higher overall learning than solvent-treated bees (sNPF-1: $p < 0.001$; sNPF-10: $p = 0.025$) and acquired the association more rapidly after a single trial ($p = 0.001$ and $p = 0.038$, respectively). Memory retention was similar across groups, with only a non-significant trend toward reduced generalization in sNPF-1 bees (Figure 3B). Overall, in summer foragers, which have already a high appetitive motivation, sNPF induced nevertheless a subtle improvement of acquisition but had no impact on memory retention.

Summer bees with nutritional manipulation – All groups learned the CS–US association (Figure 2C; all $p \leq 0.015$), with significant performance differences (GLMM, $p < 0.001$). Starved bees learned best, while fed controls (untreated or solvent) performed worst as expected, due to a decrease in appetitive motivation. sNPF-treated bees (fed) showed higher learning than both control groups, but an inferior performance when compared to starved bees. In the memory test (Figure 3C), starved and sNPF-10 bees exhibited similarly high specific memory, while sNPF-1 bees showed intermediate improvement. These results indicate that sNPF treatment enhances learning and memory retention in fed bees, by increasing their appetitive motivation.

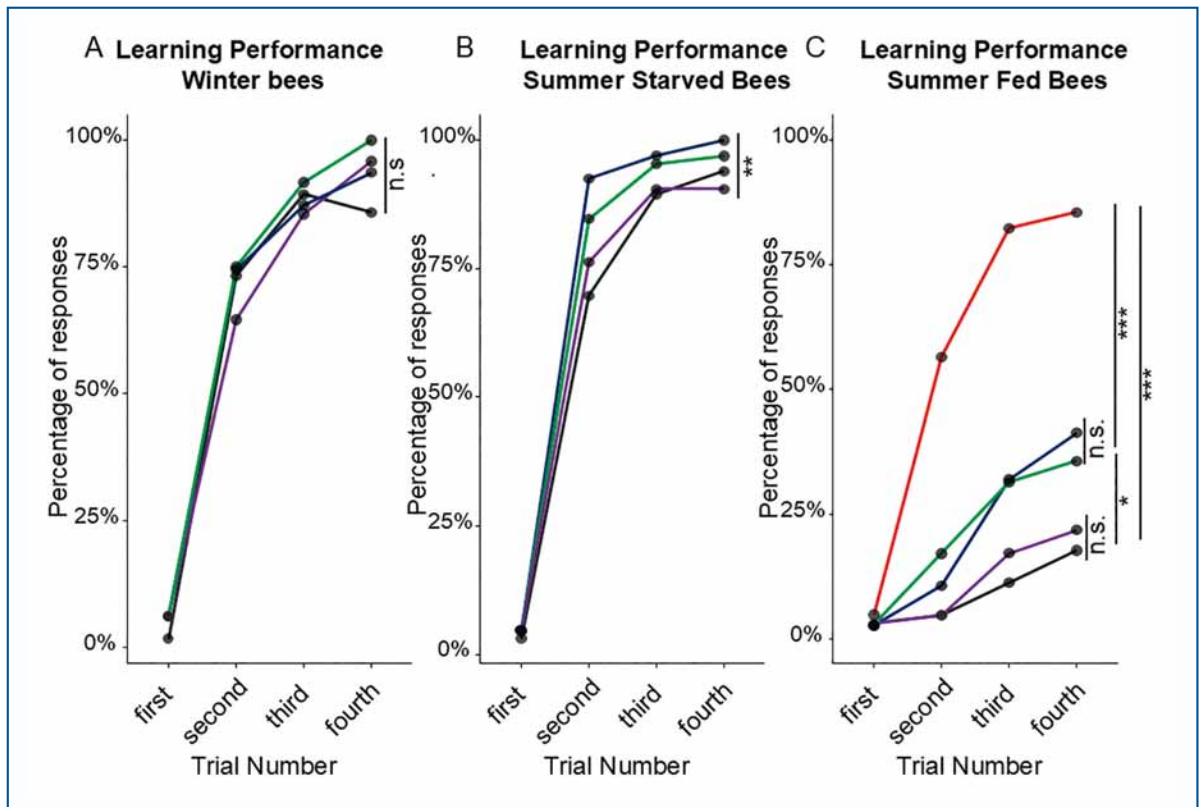


Figure 2: This figure shows the learning performance, shown as the percentage of bees (y-axis) that learned to associate a smell with a reward, measured over four training trials (x-axis). (A) Winter bees that were not food-restricted, comparing untreated bees (grey line), bees given only the solvent (purple line), and bees given low (blue line) or high (green line) doses of sNPF. (B) Summer bees that were hungry, tested under the same treatment conditions. (C) Summer bees under different feeding conditions, including hungry bees (red line) and untreated bees (grey line), given the solvent (purple), or given low (blue) or high (green) doses of sNPF. Vertical lines indicate the average response of each group. The asterisk symbols show whether differences between groups were statistically meaningful, while «n.s.» means no clear difference was detected.

Appetitive Behaviors in Nurse and Winter Bees

Sucrose Responsiveness

Winter bees – In winter bees, both sNPF1 and sNPF10 significantly enhanced population-level sucrose responsiveness (GLMM; $p < 0.001$) compared to untreated and solvent groups, with no difference between sNPF doses (Figures 4A, 4B). Individual sucrose responsiveness scores followed the same pattern ($p < 0.001$). **Nurse bees** – In contrast, sNPF treatment did not affect either population-level or individual sucrose responsiveness in nurse bees (Figures 4C, 4D; all $p > 0.1$).

Olfactory Spontaneous Responsiveness

Winter bees – Spontaneous olfactory responsiveness did not differ among winter bee treatments (Figure 5A; all $p > 0.18$). **Nurse**

bees – In nurse bees, both sNPF1 and sNPF10 significantly increased the likelihood to respond to odorants compared to controls (GLMM; $p < 0.001$; Figure 5B).

Food Consumption

Winter bees – In winter bees, sNPF had no effect on sucrose intake (LM; $p > 0.05$). **Nurse bees** – In nurse bees, sNPF10 slightly decreased sucrose intake ($p = 0.034$), but post-hoc tests revealed no significant group differences. Thus, sNPF treatment did not enhance food consumption in either group, regardless of diet.

Overall, sNPF enhanced sucrose responsiveness in winter bees and spontaneous olfactory responses in nurse bees, suggesting seasonal and task-related differences in its modulatory role.

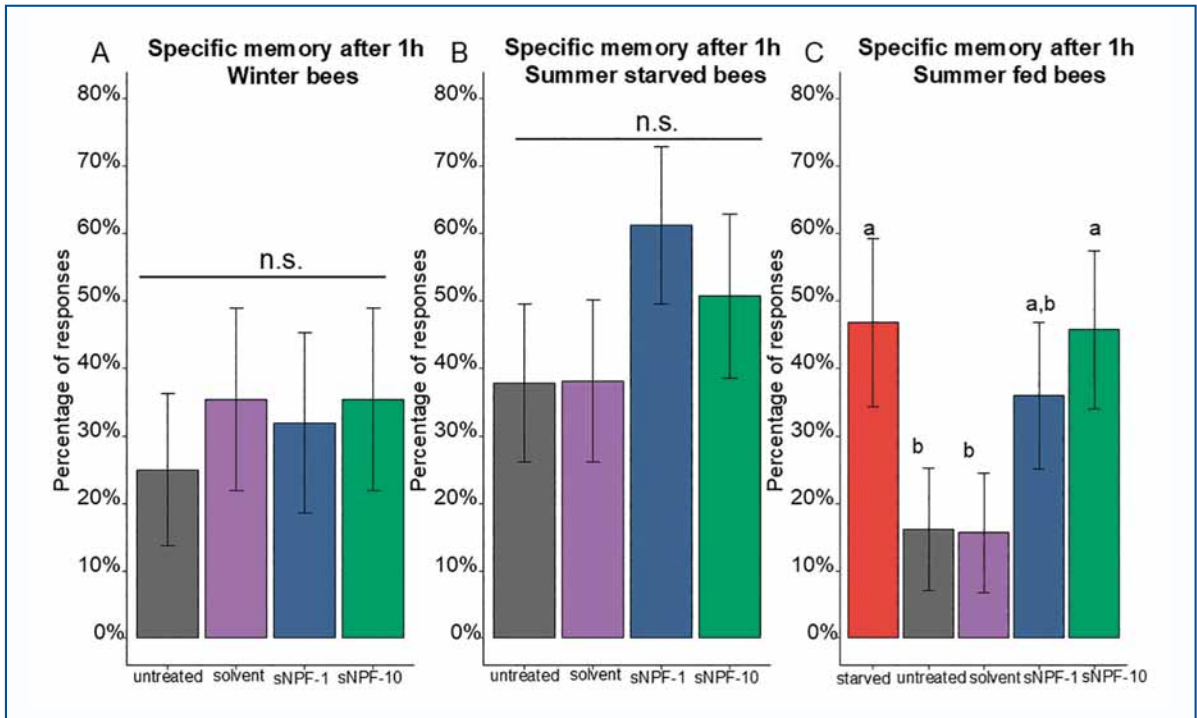


Figure 3: This figure highlight the specific memory responses 1 hour after training, shown as the percentage of bees (y-axis) responding to the conditioned smell (CS).

(A) Winter bees that were not food-restricted, comparing untreated bees (grey), bees given only the solvent (purple), and bees given low (blue) or high (green) doses of sNPF. (B) Summer bees that were hungry, tested under the same treatment conditions. (C) Summer bees under different feeding conditions, including hungry bees (red) and fed untreated bees (grey), given the solvent (purple), or given low (blue) or high (green) doses of sNPF. Bars show the percentage of bees responding to the smell, with 95% confidence intervals. Different letters indicate statistically significant differences among the groups ($p < 0.05$).

Discussion

Our results provide compelling evidence that short neuropeptide F (sNPF) plays a pivotal yet context-dependent role in modulating appetitive motivation in honey bees, with effects shaped by season, nutritional and satiety status, and social demands. Manipulations of sNPF levels revealed that summer bees, particularly those fed, exhibited significantly enhanced learning performance and memory specificity, whereas winter bees displayed minimal responsiveness to sNPF. This seasonal dichotomy likely reflects fundamental

“Our results provide compelling evidence that short neuropeptide F (sNPF) plays a pivotal yet context-dependent role in modulating appetitive motivation in honey bees, with effects shaped by season, nutritional and satiety status, and social demands.”

physiological differences: winter bees, characterized by high vitellogenin levels, low juvenile hormone, and substantial nutrient reserves, adopt a metabolically conservative state with reduced sensory responsiveness, consistent with their generalist, overwintering roles. In contrast, summer bees—especially foragers—which have no internal energetic resources, contrary to winter bees, face intense energetic demands and fluctuating nutritional states, rendering their sNPF signaling pathway more plastic and responsive to modulation.

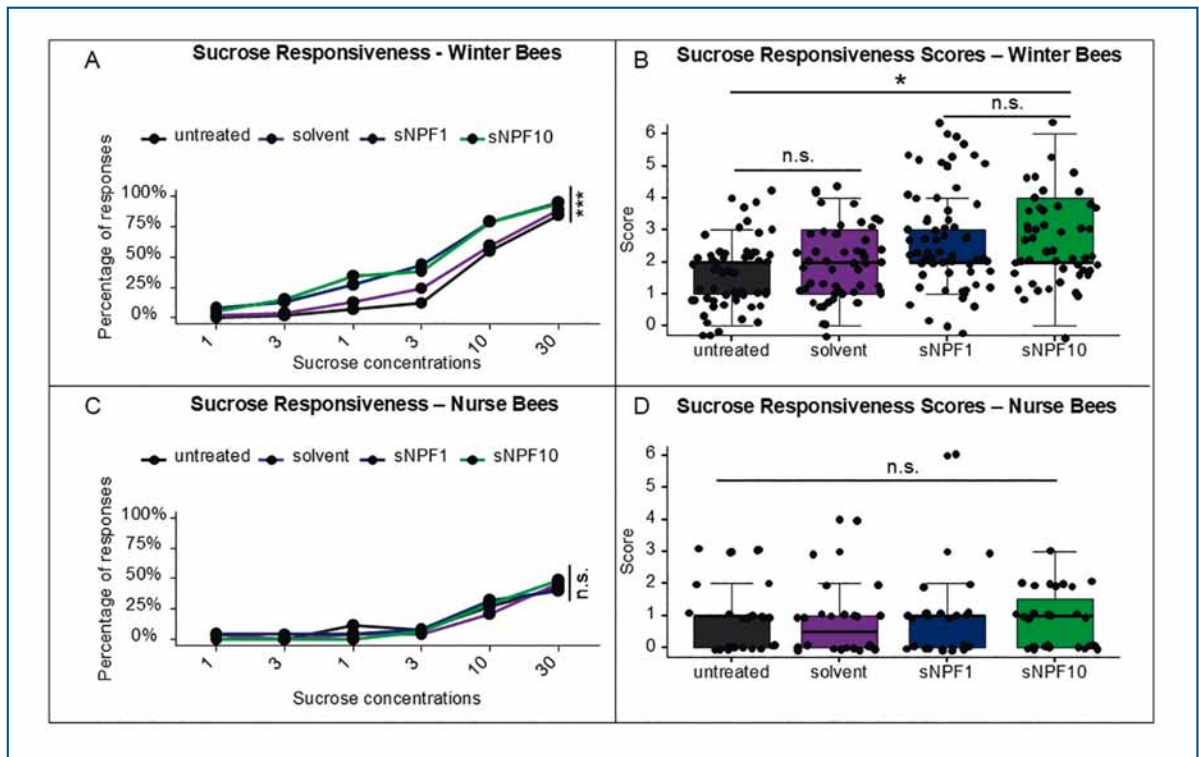


Figure 4: This figure shows the effect of sNPF on bees' response to sugar when stimulated at the level of their antennae. Panels A and C show the percentage of winter and nurse bees (y-axis) that extended their proboscis when offered by increasing sugar concentrations (1% to 30%) (x-axis). Panels B and D show individual scores (y-axis), which represents the sum of how many sugar concentrations each bee responded to, thus ranging between 0 to 6. The different groups included untreated bees (grey), bees treated with the solvent (purple), bees treated with the low (blue) and the high (green) concentration of sNPF. The asterisk symbols show whether differences between groups were statistically meaningful, while «n.s.» means no clear difference was detected.

Furthermore, the differential impact of sNPF on gustatory versus olfactory responsiveness in winter versus nurse bees points to an intricate tuning of the sNPF system to seasonal and social demands (Döke et al. 2015). While sNPF enhanced sucrose responsiveness in winter bees, it primarily increased spontaneous olfactory responsiveness in nurse bees, potentially optimizing their sensitivity to brood-related olfactory cues critical for in-hive care. This functional specificity reflects the integration of internal nutritional states, external social cues such as brood pheromones, and environmental factors, reinforcing the hypothesis that sNPF signaling dynamically adapts to meet colony needs throughout the year.

Our data also emphasize that sNPF's modulatory effects are part of a broader neuromodulatory network. Dopamine, octopamine, and leucokinin pathways interact with sNPF to regulate feeding motivation and sensory processing, with

variations in these systems aligning with caste, age, and social environment (da Silva et al. 2024). For example, dopamine levels correlate with food-seeking behavior in foragers but remain low in nurse bees (Huang et al., 2022), while octopamine supports reward processing and division of labor transitions (Hammer, 1993; Wagener-Hulme et al., 1999; Barron et al., 2007). Such interplay likely explains why manipulation of a single neuropeptide produces partial behavioral rescues, advocating for future studies addressing the synergistic effects and circuit-level interactions of these modulators.

Crucially, these findings illustrate how eusociality shapes neurobiological regulation of motivation differently from solitary species like *Drosophila* (Tonoki et al., 2020). This adaptive divergence highlights the evolutionary refinement of neuropeptidergic systems to balance

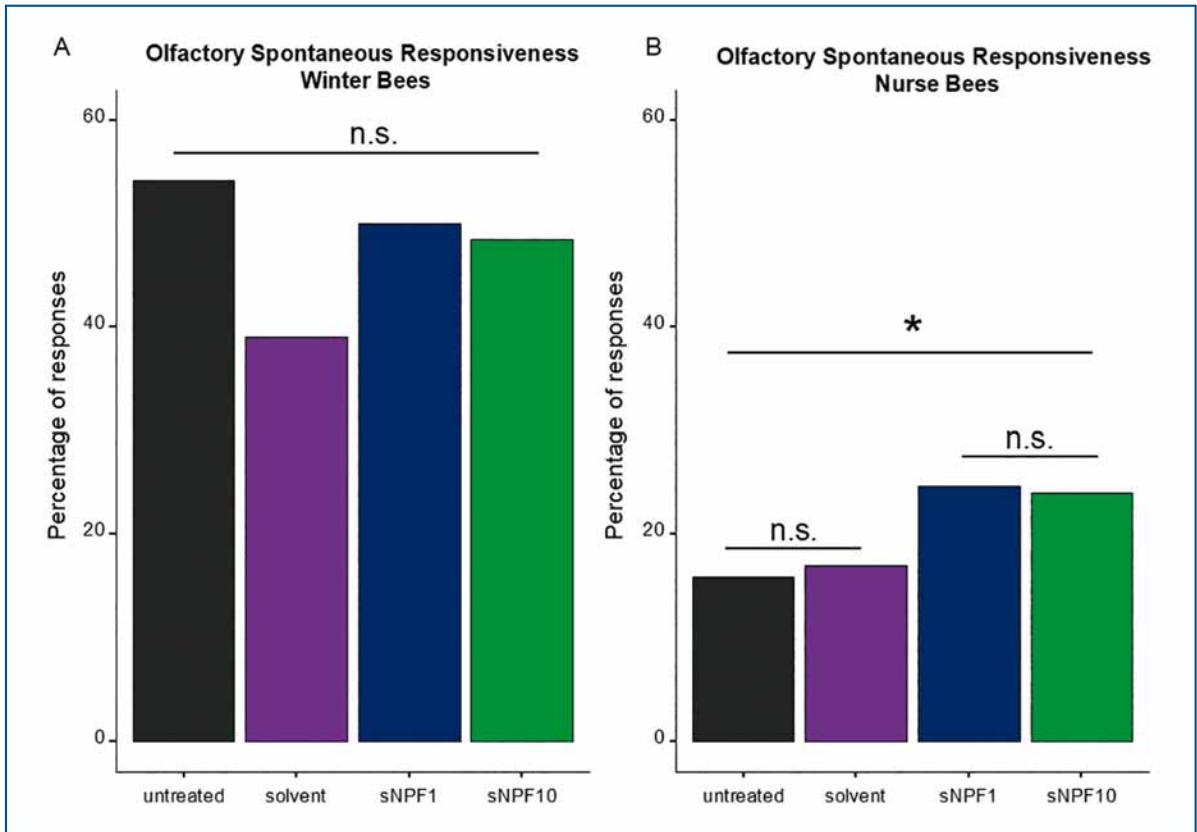


Figure 5: This figure represents the percentage of spontaneous response (y-axis) to floral odors recorded for winter (A) and nurse (B) bees in the absence of a sugar stimulation. The different groups included untreated bees (grey), bees treated with the solvent (purple), bees treated with the low (blue) and the high (green) concentration of sNPF. The asterisk symbols show whether differences between groups were statistically meaningful, while «n.s.» means no clear difference was detected. The bars represent the pool between all the responses bees displayed towards the two odors tested (linalool and 2-phenylethanol).

individual physiological constraints with complex social roles. In sum, our integrated analysis reveals that sNPF functions as a flexible neuromodulator whose influence on appetitive motivation and associative learning is modulated by a confluence of factors including seasonality, nutritional state, age, and social role. This multifactorial modulation enables honey bees to finely adjust sensory responsiveness and feeding behaviors, optimizing their performance and contribution to colony fitness across fluctuating environmental and social contexts. Future research dissecting the molecular and circuit mechanisms underlying these interactions, particularly the crosstalk between sNPF and other neuromodulators in distinct brain regions, will provide critical insights into the neural substrates of eusocial behavioral plasticity.

Acknowledgements

I would like to express my sincere gratitude to the Fyssen Foundation for funding my postdoctoral project, which I had the immense pleasure of carrying out and which represented my gateway to conducting research in France. I would additionally like to sincerely thank the administrative staff of the Fyssen Foundation for their constant guidance, support, and efficiency throughout my postdoctoral years. Their assistance has been invaluable in helping me navigate the administrative and logistical aspects of my project. I am also grateful to the Université Toulouse III – Paul Sabatier, which initially welcomed me and where I completed part of my work, as well as to Sorbonne Université, which hosted me during the remaining months of my research stay. A very special

thank you goes to my supervisors, Dr. Maria Gabriela de Brito Sánchez and Prof. Dr. Martin Giurfa, who have dedicated – and continue to dedicate – a great amount of their time to the advancement of my research in France. I am deeply thankful for every discussion, piece of advice, and exchange I have benefited from since 2023. I would also like to thank the students I had the pleasure of supervising, who

contributed to parts of my research – Safa El Abdi, Bérénice Nahmias, Alexie Magitter, Mariana Pupo Cassinelli, Ayushi Waghmare, and Katell Ducamp – as well as the other members of the laboratory who have consistently fostered a supportive, friendly, and welcoming environment since my arrival in France: Catherine Macri, Luigi Baciadonna, Marco Paoli, Yuan Lai, and Frank Weber.



Un an, un tournant : le jeune singe vervet, une fenêtre comparative sur le développement social ?

Mawa DAFREVILLE

*Postdoctorante, Freigeist Research Group « Pathways to Language »,
Université de Tübingen (Allemagne)*

Résumé

Chez les jeunes primates, le développement social repose sur l'apprentissage progressif des relations et des règles d'interaction au sein du groupe. Dans ce projet postdoctoral, il s'agissait d'étudier l'évolution des comportements sociaux de 18 jeunes singes vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) âgés de 4 à 36 mois, selon trois dimensions : (i) les réseaux sociaux, (ii) les budgets d'activité sociale et (iii) la communication. Contrairement à l'hypothèse d'un développement linéaire, nos analyses révèlent qu'autour de l'âge d'un an, les jeunes vervets connaissent une phase de réorganisation profonde : leurs réseaux deviennent plus sélectifs, leurs activités sociales se réorganisent de façon temporaire, et leurs modes de communication se différencient entre individus avant de se stabiliser. Cette phase transitoire précéderait une normalisation progressive des comportements collectifs. Ces résultats montrent que le développement de la socialité chez les singes vervets suit un parcours non linéaire, révélant une plasticité comparable à celle décrite chez l'enfant humain.

Mots-clés :

Développement social, Communication, Réseaux sociaux, Singe vervet, Plasticité

Age one, one shift : Vervet monkeys as a comparative window into social development ?

Abstract

In young primates, social development relies on the gradual acquisition of relationships and interaction rules within the social group. In this postdoctoral project, we investigated the development of social behaviour in 18 young vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) aged from 4 to 36 months of age, across three dimensions : (i) social networks, (ii) social activity budgets, and (iii) communication. Contrary to the hypothesis of a linear developmental trajectory, our analyses reveal a crucial shift around age one. At this stage, juveniles reorganise their behaviour : their social networks become more selective, their social time is temporarily redistributed, and their communicative patterns become more differentiated before stabilising. This transitional phase appears to precede a gradual normalisation of group-level behaviours. Overall, the findings indicate that social development in vervet monkeys follows a non-linear path, revealing a degree of behavioural plasticity comparable to that observed in human children.

Keywords:

Social development, Communication, Social networks, Vervet monkey, Plasticity

Introduction

On ne naît pas social, on le devient. Qu'il s'agisse d'un nouveau-né dans une famille, d'un enfant qui découvre une nouvelle école ou d'un jeune primate qui naît entouré de ses congénères dans la forêt, le défi reste le même : apprendre à vivre avec les autres. Chez le jeune primate, humain ou non-humain, les premières compétences sociales émergent dans les échanges avec la figure parentale (e.g., reconnaissance de visages, tours de paroles ; [1], [2]). Très vite, d'autres figures entrent en jeu : frères et sœurs, pairs, adultes de l'entourage deviennent à leur tour des partenaires d'apprentissage [3], [4]. Ensemble, ils forment un groupe social présentant des caractéristiques qui lui sont propres, dans lequel le jeune apprend à se repérer : **se situer** parmi les autres (i.e., spatialement et socialement ; [5], [6]), **répartir son temps** et ses activités sociales [6], [7], et enfin, **communiquer** pour comprendre et se faire comprendre [8]).

Le développement social, défini comme l'acquisition progressive des compétences nécessaires à la vie en groupe, est un mécanisme clé de la survie des espèces sociales. La socialité peut être étudiée à plusieurs niveaux : macroscopique (e.g., structure du réseau social et organisation du temps alloué à des activités sociales) et microscopique (e.g., communication). Si l'*analyse de réseaux sociaux* a largement renouvelé l'étude des structures sociales, en montrant par exemple l'influence du rang hiérarchique, du sexe ou de l'âge sur la position sociale d'un individu dans le réseau, elle a rarement été mobilisée dans une perspective développementale permettant de suivre la place d'un individu au long de sa croissance [9], [10], [11]. Les analyses de *budgets d'activités* ont notamment permis de mettre en évidence des différences dans les dynamiques de groupe (e.g., plus ou moins sociales ou tolérantes) mais elles documentent encore peu la manière dont ces signatures de groupe émergent [12]. Enfin, l'*étude de la communication* et plus largement de l'interaction en tant que telle, bien qu'au cœur des approches ontogénétiques, demeure marquée par un biais « grands singes », la plupart des trajectoires développementales gestuelles ayant été décrites chez le chimpanzé et l'enfant humain [13], [14], [15]. De plus, les primates

non-hominoïdes, comme les singes vervets, ont principalement été étudiés pour leurs vocalisations [16]. L'étude de la communication non vocale, pourtant présente chez le primate non-hominoïde [17], [18] et nécessaire à la compréhension des bases interactionnelles de la vie sociale, reste largement négligée chez le singe vervet.

Le singe vervet constitue pourtant un modèle particulièrement pertinent pour étudier le développement de la socialité et de la communication. Ses dynamiques sociales sont bien connues grâce à l'étude des réseaux sociaux et des budgets d'activité, qui a révélé des différences marquées entre groupes sociaux et une flexibilité sociale considérable [10], [12], [19]. Ces caractéristiques en font un modèle idéal pour explorer l'apprentissage social, condition clé de la *culture* [20], [21]. Cependant, la plupart des travaux existants se concentre sur l'étude des adultes ou ne détaille pas l'effet de l'âge au sein de la période juvénile, qui pourtant recouvre plusieurs étapes clés d'acquisition de compétences sociales et communicationnelles [22]. Si le développement de la communication vocale de cette espèce, notamment celle des cris d'alarme, a fait l'objet de plusieurs recherches, celui de la communication non vocale demeure largement méconnu [23], [24], [25]. Les vervets offrent ainsi un modèle privilégié pour relier les dynamiques sociales, la flexibilité comportementale et l'apprentissage social tout au long du développement.

C'est pourquoi mon projet postdoctoral s'est intéressé à l'évolution des comportements sociaux des jeunes singes vervets à trois niveaux : (i) les **réseaux sociaux**, pour comprendre comment et selon quelles stratégies les jeunes construisent leurs relations ; (ii) les **budgets d'activité**, pour examiner comment et avec qui les jeunes singes vervets investissent-ils leur temps social au cours du développement ; (iii) la **communication**, pour décrire la mise en place progressive de leur répertoire de signaux. Nous avons donc testé l'effet de l'âge (trois classes : < 1 an, 1 an, 2 ans) et du groupe social d'appartenance (Ankhase, Kubu) sur la structure du cercle social, la répartition du temps social et les types de signaux de communication produits. Nous formulons l'hypothèse qu'avec l'âge et le gain d'indépendance, les jeunes vervets élargissent leur réseau, réorganisent progressivement leurs relations sociales et développent

un style de communication de plus en plus caractéristique de leur groupe social d'appartenance. Autrement dit, nous prédisions que l'effet du groupe social se renforce avec l'âge, traduisant un processus de normalisation et une réduction des différences interindividuelles.

Méthodologie

1. Population, collecte et encodage de comportements

L'étude portait sur 18 jeunes singes vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) appartenant à deux groupes habitués (Ankhase, Kubu) suivis dans le cadre du INKAWU Vervet Project (Mawana Game Reserve, Afrique du Sud). Trois classes d'âge étaient distinguées (< 1 an, 1 an, 2 ans), correspondant à des étapes clés du développement social et communicatif. Au total, 840 séquences filmées de 10 minutes ont été collectées en conditions naturelles. Trois types de codage ont été réalisés : (i) la composition du réseau de proximité (i.e., nom des individus situés dans un rayon de 1 mètre du juvénile observé) au début de chaque enregistrement, (ii) les comportements généraux et sociaux toutes les 30 secondes (distinguant les activités sociales et non sociales, ainsi que les types d'interactions sociales tels que le toilettage et le jeu), et (iii) les signaux produits par le jeune dans l'interaction (e.g., gestes, vocalisations).

2. Analyses

Les analyses ont porté sur trois dimensions du développement social : (1) les *réseaux de proximité* dans un rayon de 1 mètre, (2) les *budgets d'activités*, et (3) la *communication*. Pour chacune, nous avons testé l'effet de l'âge et du groupe d'appartenance sur différentes variables comportementales à l'aide de modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM). Cette méthode tient compte à la fois des effets de l'âge et du groupe social d'appartenance, mais aussi du fait que chaque individu a ses particularités et que les observations répétées sur un même sujet ne sont pas complètement indépendantes. D'autres variables, telles que le sexe, le rang maternel ou l'identité du partenaire (notamment maternel versus non-maternel), ont été intégrées de manière complémentaire selon les analyses mais ne sont pas présentées dans cet article.

Résultats

1. Comment les jeunes singes vervets construisent leurs relations au sein du groupe ? (Analyses de réseaux sociaux)

Les réseaux de proximité et d'interaction sociale évoluent avec l'âge, tandis que les différences entre groupes demeurent limitées. Cette évolution s'accompagne d'un tournant marqué autour d'un an, indiquant un changement dans les stratégies relationnelles des jeunes. L'analyse des indices de *centralité* (i.e., position sociale dans son réseau de partenaires d'interaction) montre que la taille du cercle social (*degree*) reste stable avec l'âge, mais que la force des liens (*strength*) diminue sensiblement : les jeunes d'un an entretiennent des relations environ 65 % moins fortes que les plus jeunes ($p = .010$) et interagissent près de *trois fois moins souvent* avec des partenaires influents dans le réseau (*eigenvector*, $p = .002$). Ainsi, les liens deviennent moins intenses et moins orientés vers les individus les plus connectés du groupe. L'effet du groupe d'appartenance reste secondaire, comparé à d'autres facteurs comme le sexe ou le rang maternel (non détaillés ici). Pour évaluer les stratégies sociales de proximité, nous avons comparé la structure des réseaux de proximité dans un rayon de 1 mètre (i.e., formés à partir des positions spatiales des individus) à celle des réseaux de toilettage (i.e., construits à partir du toilettage donné et reçu). Ces deux dimensions deviennent fortement corrélées autour d'un an, avant de se dissocier à deux ans (voir **Figure 1**). **Avant un an**, la similitude entre proximité et toilettage donné est faible ($\approx 10\%$) et plus élevée avec le toilettage reçu ($\approx 30\%$). **A un an**, elle atteint son maximum (+34 % pour le toilettage donné, $p < .001$; +8 % pour le toilettage reçu, $p = .012$), traduisant une préférence pour s'entourer spatialement des partenaires avec qui ils interagissent la plupart du temps. **A deux ans**, cette cohérence diminue (-9 % et -7 %, respectivement pour le toilettage donné et reçu), se rapprochant des niveaux observés avant un an.

En somme, ces résultats suggèrent qu'**autour d'un an**, les jeunes vervets montrent un pic d'**alignement socio-spatiale** : ils sont plus souvent à proximité des partenaires avec lesquels ils toiletent ou sont toiletés, et moins proches des autres.

Comment la **proximité** avec les partenaires de **toilettage donné** ou **reçu** évolue-t-elle avec l'âge ?

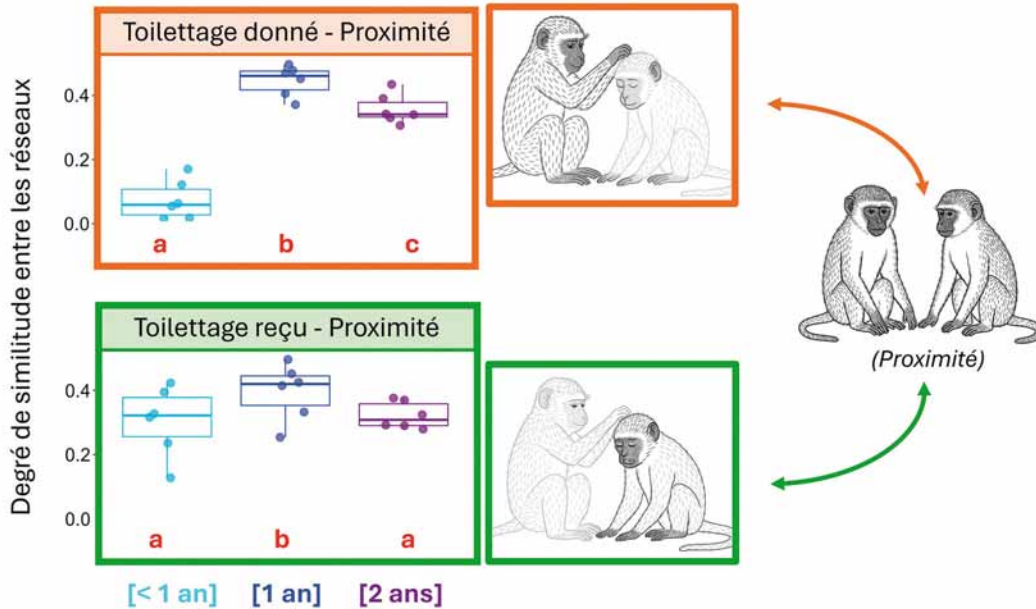


Figure 1. Degré de similitude entre les réseaux de proximité et de toilettage donné (haut) ou reçu (bas) selon l'âge des jeunes vervets (i.e., alignement socio-spatial). Ce degré de similitude indique dans quelle mesure les partenaires de toilettage et de proximité se recoupent. Plus les réseaux de toilettage et de proximité se recoupent (degré élevé), plus les individus utilisent ce qu'on appelle ici un *alignement socio-spatial* (i.e., le réseau construit avec les partenaires de proximité est relativement similaire à celui construit avec les partenaires de toilettage, donné ou reçu). Les lettres indiquent les différences significatives entre classes d'âge : les groupes d'âge qui partagent une même lettre ne diffèrent pas significativement, tandis que ceux portant des lettres différentes présentent des différences significatives (tests post-hoc).

2. Comment et avec qui les jeunes singes vervets investissent-ils leur temps social au cours du développement ? (Budgets d'activité)

Le temps consacré aux activités sociales évolue nettement avec l'âge et en fonction du groupe d'appartenance, avec une inflexion marquée autour d'un an. **Avant un an**, le groupe d'appartenance structure les comportements : les jeunes du groupe AK passent *1,4 fois plus* de temps à interagir socialement que ceux du groupe KB ($p < .001$), et certains comportements clés, comme le toilettage donné, restent dirigés principalement vers la mère ou d'autres proches, les interactions avec des non-apparentés étant près de *dix fois moins fréquentes* ($p = .004$). **A un an**, cette organisation se transforme profondément : l'effet du groupe sur le temps social disparaît, le biais

de parenté observé dans le toilettage s'efface également, et les jeunes privilégient désormais des partenaires du même âge, tout en toilettant presque *deux fois plus souvent* des individus de sexe opposé ($p = .001$). **À deux ans**, l'effet du groupe réapparaît ($p < .001$) et un léger biais de parenté se manifeste de nouveau dans le toilettage ($p = .032$), traduisant une reconsolidation des liens sociaux : les jeunes réinvestissent et stabilisent leurs interactions avec des partenaires familiaux.

Pris ensemble, ces résultats montrent qu'**autour d'un an**, les jeunes vervets traversent une phase d'**exploration socio-temporelle** : ils sortent du cercle familial, testent des nouveaux partenaires et modes d'interaction, avant de se réapproprier progressivement les dynamiques sociales propres à leur groupe.

3. Comment les jeunes singes vervets développent-ils leur répertoire de signaux au cours du développement ? (Communication)

La communication des jeunes vervets varie à la fois selon l'âge et le groupe social, tant dans les types de signaux produits (vocaux ou gestuels) que dans leur *signature individuelle* communicative avec un tournant autour d'un an. En effet, à un an : (a) les différences entre groupes s'atténuent, tandis que (b) des « signatures » individuelles se renforcent de manière transitoire, reflétant une phase de différenciation (temporaire). Pour cette étude, deux niveaux de catégorisation des signaux de communication ont été considérés : (i) selon le **canal de production large** (vocal, gestuel, facial) et (ii) selon le **canal de production fin**, correspondant à la partie du corps impliquée (mains, tête, tronc, tractus vocal). L'âge influence particulièrement

l'effet du groupe social notamment sur deux types de signaux : les expressions faciales et les gestes manuels. On retrouve un effet de

“Les trajectoires observées ne suivent pas une trajectoire « linéaire », mais révèlent une phase de transition marquée autour d'un an”

groupe marqué chez les plus jeunes (< 1 an), avec environ 59% moins d'expressions faciales chez AK que chez KB ($p < .001$), et chez les plus âgés (2 ans), avec environ 28% plus de gestes manuels chez AK que chez KB ($p = .020$). Les deux trajectoires développementales de ces types de signaux partagent un même profil, caractérisé par l'absence d'effet de groupe significatif autour d'un an ($p > .09$). Par ailleurs, les jeunes ont des styles de communication très différents les uns des autres, peu importe la façon dont ils communiquent (on observe une grande variabilité entre les individus, $p < .001$). Pour mieux comprendre cette diversité, nous avons aussi regardé si chaque individu conserve son style de communication au fil du temps, c'est-à-dire sa variabilité personnelle. Nous avons utilisé un indice de corrélation intraclasse (ICC) pour cela. Un ICC élevé signifie qu'un individu a un style distinct qui lui est propre, tout en montrant des comportements similaires à travers le temps. Cela indique qu'il y a une façon de communiquer qui est unique à chaque individu. Ces valeurs atteignent leur maximum autour d'un an (voir **Figure 2**), en particulier pour les vocalisations et les gestes impliquant le tronc (par exemple, les postures de sollicitation au toilettage).

Autour d'un an, les jeunes vervets montrent une phase de forte individualisation des comportements communicatifs, pouvant être décrite comme une « **signature individuelle communicative** », avant que ces différences ne s'atténuent progressivement au profit de régularités propres au groupe.

Discussion

Ce travail visait à examiner l'évolution des comportements sociaux des jeunes vervets à travers trois niveaux d'analyse (i.e., réseaux sociaux, budgets d'activité et communication) afin de tester l'hypothèse d'un développement progressif de la socialité, caractérisé par un élargissement du cercle relationnel, un renforcement des interactions et une convergence vers les styles propres

à chaque groupe. Contrairement à ces prédictions, les trajectoires observées ne suivent pas une trajectoire « linéaire », mais révèlent une phase

de transition marquée autour d'un an (voir **Figure 3**). À cet âge, les jeunes (i) montrent un pic d'**alignement stratégie socio-spatiale** dans leurs réseaux, (ii) explorent de nouvelles formes d'organisation dans leurs activités sociales, **exploration socio-temporelle**, et (iii) développent des **signatures (individuelles) communicatives** traduisant une différenciation transitoire. Cette période semble correspondre à une étape d'ajustement entre dépendance maternelle et autonomie sociale, avant la stabilisation progressive des styles interactionnels propres à chaque groupe.

1. Un tournant à un an : quelle période développementale chez le singe vervet ?

Autour d'un an, les jeunes singes vervets atteignent un stade où l'autonomie augmente tandis que l'immaturité comportementale persiste, créant un moment de grande variabilité individuelle, propice aux apprentissages sociaux. Ce profil correspond à la catégorie de « jeune juvénile », distincte de l'adolescence et de la maturité reproductive [26], [27]. Les individus restent prépubères puisque la reproduction n'intervient que plusieurs années plus tard (vers 3 ans chez les femelles et 5 ans chez les

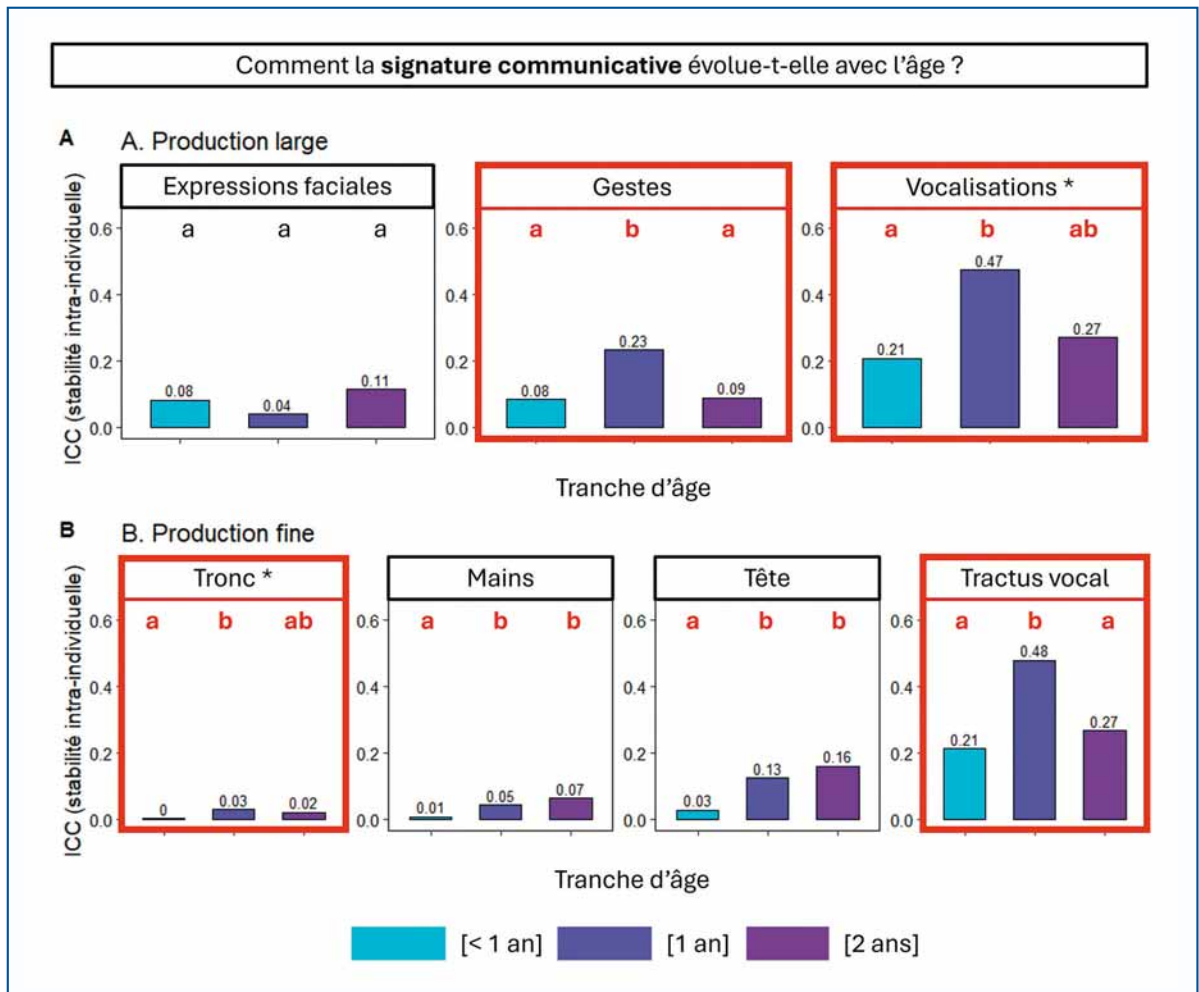


Figure 2. Stabilité des productions communicatives d'un individu au fil du temps (mesurée par l'indice de corrélation intraclass, ICC), **en fonction de la modalité du signal et de l'âge**. Les barres montrent les valeurs moyennes d'ICC pour trois groupes d'âge (< 1 an, 1 an, 2 ans), séparés selon le type de communication : canal large (A) et canal fin (B). Des valeurs d'ICC plus élevées signifient une plus grande stabilité des comportements au fil du temps, indiquant une différenciation individuelle plus marquée dans les productions communicatives. Les encadrés rouges soulignent les modalités avec les niveaux de stabilité les plus élevés autour de l'âge d'un an (gestes, vocalisations, gestes du tronc et tractus vocal). Les lettres rouges indiquent les différences significatives entre les groupes d'âge : les groupes ayant la même lettre ne montrent pas de différences significatives, tandis que ceux avec des lettres différentes en présentent. Le symbole « * » indique les cas où aucune différence n'est observée entre les groupes < 1 an et 2 ans, mais où une différence significative est notée entre < 1 an et 1 an, suggérant un pic temporaire de différenciation individuelle autour d'un an.

mâles ; [27]). Leur croissance est encore active, les caractères sexuels secondaires absents, et les taux de cortisol élevés témoignent d'une immaturité physiologique cohérente avec la plasticité comportementale observée dans nos résultats [28]. Sur le plan social, cette étape coïncide avec la fin du sevrage et souvent la naissance d'un cadet, deux événements qui modifient profondé-

ment la dynamique mère-enfant [29]. Les jeunes s'éloignent alors davantage de leur mère, explorent leur environnement social. En parallèle, leurs signaux communicatifs, encore immatures, se précisent avec l'expérience, reflétant une phase d'ajustement actif entre exploration et stabilisation des comportements [16], [30]. Ainsi, la période d'un an correspondrait à une

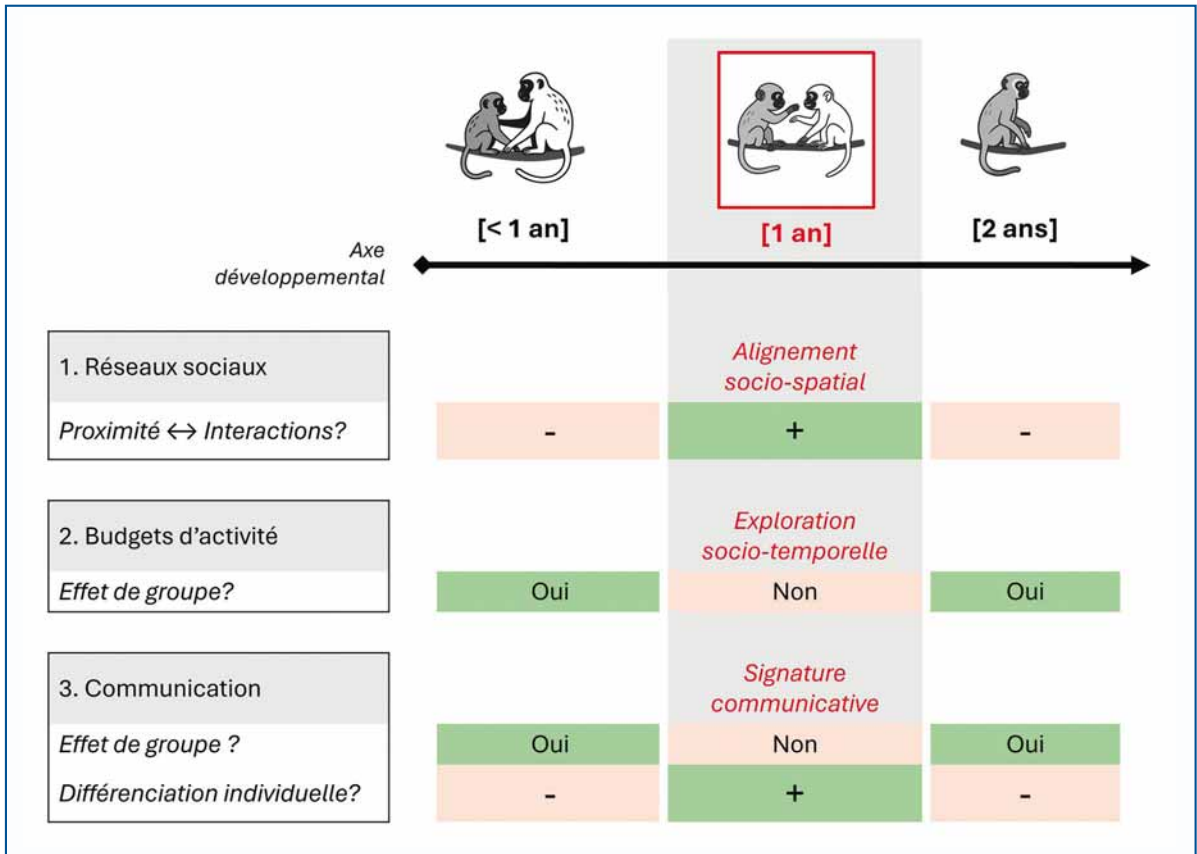


Figure 3. Synthèse des résultats suggérant une phase de transition autour d'un an dans le développement social des jeunes vervets. Les analyses ont été menées sur les trois dimensions comportementales (i.e., les réseaux sociaux, les budgets d'activité et la communication). Les cases vertes indiquent la présence d'un effet significatif (Oui) ou une augmentation significative (+), les cases orange une absence (Non) ou une diminution (-) d'effet. Autour d'un an, les jeunes vervets présentent trois processus synchrones : (1) un (pic) d'alignement socio-spatial, caractérisée par fort degré de similitude entre les réseaux de proximité et de toilettage donné ; (2) une exploration socio-temporelle, marquée par une disparition transitoire de l'effet de groupe sur le temps d'activité sociale ; et (3) une signature communicative, traduisant une différenciation accrue des styles communicatifs.

fenêtre développementale de réorganisation sociale, où l'équilibre entre autonomie croissante et immaturité physiologique favorise l'expérimentation et la flexibilité comportementale observées dans nos résultats.

2. Un tournant à un an : vers une normalisation sociale ?

Autour d'un an, les jeunes vervets semblent traverser une phase de transition comportementale marquant le passage d'une exploration individuelle à une intégration progressive dans les régularités sociales du groupe. Nos résultats montrent une disparition temporaire des différences entre groupes à cet âge, tant dans le

temps consacré aux activités sociales que dans le style de communication, suivie d'une réapparition vers deux ans. Cette trajectoire suggère une « ouverture comportementale » transitoire, durant laquelle les jeunes testent différentes stratégies d'interaction avant de se conformer progressivement aux normes collectives. Des études menées sur la même population avaient en effet, indiqué que les groupes de vervets différaient de manière stable dans leurs niveaux de tolérance, leurs comportements prosociaux et leurs distances de co-alimentation, tout en présentant une forte flexibilité sociale [19], [31], [32]. Les individus, notamment les mâles migrants, ajustent leurs comportements aux pratiques locales [19],

[33]. Chez les jeunes, la disparition des effets de groupe à un an pourrait correspondre à la fin d'une phase d'apprentissage maternel (i.e., les comportements sont encore largement guidés par la mère ; [34]) avant une réintégration progressive dans les conventions du groupe. Cette normalisation pourrait être soutenue par un soutien d'apprentissage social collectif, combinant l'influence de la mère et celle des autres partenaires du groupe, un mécanisme encore peu exploré sous l'angle développemental chez les primates non humains. La période d'un an pourrait ainsi correspondre à une fenêtre de réorganisation où les jeunes ajustent leurs comportements pour passer d'une régulation principalement maternelle à une participation active aux règles du groupe.

3. Un tournant à un an : quelle perspective évolutionnaire ?

Au-delà des spécificités propres à l'espèce, le tournant observé autour d'un an chez le singe vervet révèle des mécanismes développementaux non linéaires, comparables à ceux décrits chez l'enfant humain. Il fait écho au modèle de *rédescription représentationnelle* proposé par Karmiloff-Smith (1992 ;[35]), selon lequel les connaissances initialement acquises de manière implicite sont temporairement « déstructurées » avant d'être reconstruites à un niveau supérieur d'organisation, c'est-à-dire une forme stabilisée et généralisable dans différents contextes sociaux, sans guidance maternelle [36]. Appliqué ici, ce modèle suggère que la « désorganisation » sociale observée à un an chez le jeune singe vervet correspond à une phase de *réorganisation active* du système social de l'individu : à la fois par la disparition de certains effets stables (e.g., effets de groupe) mais aussi par l'apparition transitoire de nouveaux profils comportementaux (e.g., stratégies de proximité, signatures communicatives). Ces phases de réorganisation transitoire pourraient ainsi refléter des mécanismes développementaux conservés au sein des primates sociaux, favorisant la plasticité comportementale nécessaire à la construction des relations sociales [37]. Enfin, l'espèce de singes vervet, longtemps utilisée pour étudier les traditions sociales [20], [38], offre ici un terrain privilégié pour relier développement et culture chez les primates non-hominoïdes [39], [40], [41] .

Conclusion

On ne naît pas social, on le devient : que ce soit chez le jeune humain ou le jeune singe vervet, ce devenir ne semble pas suivre une trajectoire linéaire. Autour d'un an, nos résultats révèlent une phase de transition marquée par l'exploration de nouvelles stratégies relationnelles et par une différenciation individuelle dans les outils d'interaction déployés. Cette instabilité transitoire, suivie d'une hypothétique phase de normalisation, illustre un mode d'apprentissage social fondé sur l'ajustement plutôt que sur la simple acquisition. Elle souligne aussi que le développement social doit être envisagé dans sa multidimensionnalité (e.g., réseaux sociaux, répartition du temps et communication), un processus qu'il reste encore à explorer pour en saisir pleinement les fondements cognitifs et sociaux à travers les espèces.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen pour son soutien financier, ainsi que le Département d'Écologie et d'Évolution de l'Université de Lausanne (DEE, UNIL, Suisse) de m'avoir accueillie. Un immense merci à mes superviseuses, Prof. Erica van de Waal et Dr. Charlotte Canteloup, pour leur accompagnement d'une extrême bienveillance. Un grand merci au Dr. Ebi Georges et à Fannie Beurrier pour leur collaboration brillante et inspirante, aux stagiaires de codage (Ismaël Kerdli, Emmy Barray, Chloé Bollin) et à l'équipe de INKAWU Vervet Project pour leur soutien et nos échanges stimulants, sur et hors du terrain. Merci à mes collègues, devenus amis, de Lausanne (DEE) et de Strasbourg, pour leur soutien constant au cours de ces deux dernières années, tant sur le plan professionnel que personnel. Enfin, merci à ma grande sœur, Maïré Dافreville, pour sa relecture minutieuse.

Bibliographie

- A. M. Dettmer *et al.*, « Neonatal face-to-face interactions promote later social behaviour in infant rhesus monkeys, » *Nat. Commun.*, vol. 7, Jun. 2016, doi : 10.1038/ncomms11940.
- C. P. Chow, J. F. Mitchell, and C. T. Miller, « Vocal turn-taking in a non-human primate is learned during ontogeny, » *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 282, no. 1807, May 2015, doi : 10.1098/rspb.2015.0069.

- A. A. Sandel, K. E. Langergraber, and J. C. Mitani, « Adolescent male chimpanzees (*Pan troglodytes*) form social bonds with their brothers and others during the transition to adulthood, » *Am. J. Primatol.*, vol. 82, no. 1, Jan. 2020, doi : 10.1002/ajp.23091.
- A. Whiten and E. van de Waal, « The pervasive role of social learning in primate lifetime development, » May 01, 2018, *Springer Verlag*. doi : 10.1007/s00265-018-2489-3.
- F. Amici, L. Kulik, D. Langos, and A. Widig, « Growing into adulthood—a review on sex differences in the development of sociality across macaques, » Feb. 01, 2019, *Springer Verlag*. doi : 10.1007/s00265-018-2623-2.
- C. Berman, K. L. R. Rasmussen, and S. J. Suomi, « Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys, » 1997.
- W. C. McGrew, « The behavioral development of free-living chimpanzee babies and infants, » *Int. J. Primatol.*, vol. 6, no. 6, pp. 627–629, Dec. 1985, doi : 10.1007/bf02692293.
- S. Pika and M. Fröhlich, « Gestural acquisition in great apes : the Social Negotiation Hypothesis, » *Anim. Cogn.*, vol. 22, no. 4, pp. 551–565, 2019, doi : 10.1007/s10071-017-1159-6.
- C. Canteloup, I. Puga-Gonzalez, C. Sueur, and E. van de Waal, « The consistency of individual centrality across time and networks in wild vervet monkeys, » *Am. J. Primatol.*, vol. 83, no. 2, Feb. 2021, doi : 10.1002/ajp.23232.
- C. Borgeaud, S. Sosa, R. Bshary, C. Sueur, and E. van de Waal, « Intergroup variation of social relationships in wild vervet monkeys : A dynamic network approach, » *Front. Psychol.*, vol. 7, no. JUN, Jun. 2016, doi : 10.3389/fpsyg.2016.00915.
- M. Grampp, C. Sueur, E. Van De Waal, and J. Botting, « Social attention biases in juvenile wild vervet monkeys : implications for socialisation and social learning processes, » *Primates*, vol. 60, no. 3, 2019, doi : 10.1007/s10329-019-00721-4i.
- C. Canteloup, C. Borgeaud, M. Wubs, and E. van de Waal, « The effect of social and ecological factors on the time budget of wild vervet monkeys, » *Ethology*, vol. 125, no. 12, pp. 902–913, Dec. 2019, doi : 10.1111/eth.12946.
- M. Fröhlich, G. Müller, C. Zeitrüg, R. M. Wittig, and S. Pika, « Gestural development of chimpanzees in the wild : the impact of interactional experience, » *Anim. Behav.*, vol. 134, pp. 271–282, 2017, doi : 10.1016/j.anbehav.2016.12.018.
- C. Schneider, J. Call, and K. Liebal, « Onset and Early Use of Gestural Communication in Nonhuman Great Apes, » *Am. J. Primatol.*, vol. 74, no. 1, pp. 102–113, 2012, doi : 10.1002/ajp.21011.
- U. Liszkowski, « Emergence of shared reference and shared minds in infancy, » *Curr. Opin. Psychol.*, vol. 23, pp. 26–29, 2018, doi : 10.1016/j.copsyc.2017.11.003.
- R. M. Seyfarth and D. L. Cheney, « The Ontogeny of Vervet Monkey Alarm Calling Behavior : A Preliminary Report, » *Z. Tierpsychol.*, vol. 54, no. 1, pp. 37–56, 1980, doi : 10.1111/j.1439-0310.1980.tb01062.x.
- J. Aychet, C. Blois-Heulin, and A. Lemasson, « Sequential and network analyses to describe multiple signal use in captive mangabeys, » *Anim. Behav.*, vol. 182, pp. 203–226, Dec. 2021, doi : 10.1016/j.anbehav.2021.09.005.
- S. Molesti, A. Meguerditchian, and M. Bourjade, « Gestural communication in olive baboons (*Papio anubis*) : repertoire and intentionality, » *Anim. Cogn.*, vol. 23, no. 1, pp. 19–40, 2020, doi : 10.1007/s10071-019-01312-y.
- E. Kerjean, E. van de Waal, and C. Canteloup, « Social dynamics of vervet monkeys are dependent upon group identity, » *iScience*, p. 108591, Dec. 2024, doi : 10.1016/j.isci.2023.108591.
- E. van de Waal and C. Canteloup, *Social Learning and Culture in Monkeys*. Oxford University Press, 2023. doi : 10.1093/oxfordhob/9780198869252.001.0001.
- A. Whiten and E. van de Waal, « Social learning, culture and the 'socio-cultural brain' of human and non-human primates, » Nov. 01, 2017, *Elsevier Ltd*. doi : 10.1016/j.neubiorev.2016.12.018.
- T. H. Joffe, « Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates, » *J. Hum. Evol.*, vol. 32, no. 6, pp. 593–605, 1997, doi : 10.1006/jhev.1997.0140.
- M. J. Owren, « Acoustic classification of alarm calls by vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) and humans (*Homo sapiens*) : I. Natu-

ral calls., » *J. Comp. Psychol.*, vol. 104, no. 1, pp. 20–28, 1990, doi : 10.1037/0735-7036.104.1.20.

- C. T. Snowdon, « Vervet monkey alarm calls : Setting the historical context, » *Anim. Behav. Cogn.*, vol. 7, no. 2, pp. 87–94, May 2020, doi : 10.26451/abc.07.02.02.2020.

- R. M. Seyfarth, D. L. Cheney, and P. Marler, « Vervet Monkey Alarm Calls : Semantic Communication In A Free-Ranging Primate, » 1980.

- T. R. Turner, F. Anapol, and C. J. Jolly, « Growth, development, and sexual dimorphism in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) at four sites in Kenya, » *Am. J. Phys. Anthropol.*, vol. 103, no. 1, pp. 19–35, May 1997, doi : 10.1002/(SICI)1096-8644(199705)103 :1 < 19 : : AID-AJPA3 > 3.0.CO ;2:8.

- T. J. Gaetano, « Hormonal and morphological aspects of growth and sexual maturation in wild-caught male vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops pygerythrus*), » 2012.

- S. Zangenehpour, A. A. Ghazanfar, D. J. Lewkowicz, and R. J. Zatorre, « Heterochrony and cross-species intersensory matching by infant vervet monkeys, » *PLoS One*, vol. 4, no. 1, Jan. 2009, doi : 10.1371/journal.pone.0004302.

- L. A. Fairbanks, « Risk-Taking by Juvenile Vervet Monkeys, » 1993.

- M. D. Hauser, « Ontogenetic Changes in the Comprehension and Production of Vervet Monkey (*Cercopithecus aethiops*) Vocalizations, » 1989.

- F. Opreni, E. van de Waal, and R. Harrison, « Uncovering variation in social tolerance among wild vervet monkeys through a novel co-feeding paradigm, » Aug. 03, 2025. doi : 10.1101/2025.08.03.668336.

- C. Borgeaud and R. Bshary, « Wild Vervet Monkeys Trade Tolerance and Specific Coalitionary Support for Grooming in Experimentally Induced Conflicts, » *Current Biology*, vol. 25, no. 22, pp. 3011–3016, Nov. 2015, doi : 10.1016/j.cub.2015.10.016.

- E. van de Waal, N. Claidière, and A. Whiten, « Social learning and spread of alternative means of opening an artificial fruit in four groups of vervet monkeys, » *Anim. Behav.*, vol. 85, no. 1, pp. 71–76, Jan. 2013, doi : 10.1016/j.anbehav.2012.10.008.

- E. Van de Waal, R. Bshary, and A. Whiten, « Wild vervet monkey infants acquire the food-

processing variants of their mothers, » *Anim. Behav.*, vol. 90, pp. 41–45, Apr. 2014, doi : 10.1016/j.anbehav.2014.01.015.

- A. Karmiloff-Smith, « Beyond Modularity : A Developmental Perspective on Cognitive Science, » 1994. doi : 10.3109/13682829409041485.

- L. A. Fairbanks, « Individual Differences in Maternal Style Causes and Consequences for Mothers and Offspring, » 1996.

- M. Fröhlich, C. Boeckx, and C. Tennie, « The role of exploration and exploitation in primate communication, » *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 292, no. 2039, Jan. 2025, doi : 10.1098/rspb.2024.1665.

- E. van de Waal, « On the neglected behavioural variation among neighbouring primate groups, » *Ethology*, vol. 124, no. 12, pp. 845–854, Dec. 2018, doi : 10.1111/eth.12815.

- H. Keller, « Culture and Biology : The Foundation of Pathways of Development, » 2008.

- H. Cochet, « Pointing : Culture, Development, and Evolution, » Cambridge University Press, 2024.

- M. Fröhlich, C. P. Van Schaik, and U. Knief, « Individual variation and plasticity in the infant-directed communication of orang-utan mothers, » *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 289, no. 1975, 2022, doi : 10.1098/rspb.2022.0200.

Introduction

One is not born a social primate, but rather becomes one. Whether it concerns a newborn within a family, a child entering a new school, or a young primate born among conspecifics in the forest, the challenge is fundamentally the same: learning how to live with others. In young primates, both human and non-human, early social skills emerge through interactions with the parental figure (e.g. face recognition, turn-taking; [1], [2]). Very early on, additional social partners come into play: siblings, peers, and surrounding adults progressively become learning partners in their own right [3], [4]. Together, these individuals constitute a social group with its own distinctive characteristics, within which the young individual learns to **position themselves** relative to others (i.e. both spatially and socially; [5], [6]), to **organise their**

time and social activities [6], [7], and ultimately, to **communicate** to understand others and to be understood [8].

Social development, defined here as the gradual acquisition of the skills required to live in groups, is a fundamental mechanism for the survival of social species. Sociality can be approached at multiple levels, ranging from a macroscopic perspective (e.g., the structure of social networks and the organisation of time allocated to social activities), to a microscopic one (e.g., communication). Although social network analysis has profoundly advanced our understanding of social structures, notably by demonstrating how hierarchical rank, sex, or age shape an individual's position within the network, it has seldom been used within a developmental framework that traces changes in an individual's social position across ontogeny [9], [10], [11]. Analyses of activity budgets have revealed meaningful differences in group dynamics (e.g. groups that are social or tolerant to varying degrees), yet they still provide limited insight into how such group-level signatures emerge over development [12]. Likewise, the study of communication, and interaction more broadly, despite being central to ontogenetic approaches, remains affected by a strong «great ape» bias, with most gestural developmental trajectories described in chimpanzees and human children [13], [14], [15]. In contrast, non-hominoid primates, such as vervet monkeys, have predominantly been investigated for their vocalisations [16]. As a result, non-vocal communication, although clearly present in non-hominoid primates [17], [18] and essential for understanding the interactional foundations of social life, remains largely understudied in vervet monkeys.

Vervet monkeys provide a particularly suitable primate model for studying the development of sociality and communication. Their social dynamics are well documented through studies of social networks and activity budgets, which have revealed marked differences between social groups as well as a high degree of social flexibility [10], [12], [19]. These characteristics make vervet monkeys an especially suitable model for exploring social learning, a key prerequisite for the emergence of culture [20], [21]. However, most existing studies focus on adult individuals or do not explicitly examine age effects within the juvenile

period, even though this stage encompasses several critical phases in the acquisition of social and communicative skills [22]. Although the development of vocal communication in this species, particularly alarm calls, has received considerable attention, the development of non-vocal communication remains largely unexplored [23], [24], [25]. Vervet monkeys thus provide a valuable model for investigating the interplay between social dynamics, behavioural flexibility, and social learning across development.

For these reasons, my postdoctoral project focused on the development of social behaviour in young vervet monkeys at three complementary levels: (i) **social networks**, to understand how juveniles build their social relationships; (ii) **activity budgets**, to examine how young vervets allocate their social time and with whom across development; and (iii) **communication**, to describe the progressive emergence of their signalling repertoire. We therefore tested the effects of age (three age classes: < 1 year, 1 year, and 2 years) and social group membership (Ankhase, Kubu) on the structure of the social circle, the distribution of social time, and the types of communicative signals produced. We hypothesised that, with increasing age and growing independence, young vervets expand their social networks, reorganise their social relationships, and develop a communication style that becomes increasingly characteristic of their social group. In other words, we predicted that group-level effects would strengthen with age, reflecting a process of social normalisation and a reduction in inter-individual differences.

Method

1. Population, data collection, and behavioural coding

The study included 18 juvenile vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) from two habituated groups (Ankhase and Kubu) followed by the INKAWU Vervet Project at Mawana Game Reserve, South Africa. Juveniles were assigned to three age classes (< 1 year, 1 year, and 2 years), reflecting key stages in social and communicative development. A total of 840 ten-minute video recordings were collected under natural conditions. Behavioural data were coded at three levels. First, the composition of the proximity network, defined as the identity of indi-

duals within a 1-metre radius of the focal juvenile, was recorded at the start of each recording. Second, general and social behaviours were sampled every 30 seconds, allowing us to distinguish between social and non-social activities as well as specific types of social interactions, such as grooming and play. Third, all communicative signals produced by the juvenile during interactions were coded (e.g. gestures and vocalisations).

2. Analyses

Analyses targeted three aspects of social development: (1) proximity networks within a 1-metre radius, (2) activity budgets, and (3) communication. For each aspect, we examined the effects of age and social group membership on relevant behavioural measures using generalised linear mixed-effects models (GLMMs). This modelling approach accounts for both fixed effects of age and group membership and random effects associated with individual identity, thereby accommodating repeated observations from the same individuals. Additional variables (sex, maternal hierarchical rank, and partner identity) were included in specific models but are not reported here.

Results

1. How do young vervet monkeys develop their social relationships within the group?

Proximity and social interaction networks change with age, while differences between social groups remain limited. This developmental pattern is characterised by a marked shift around one year of age, indicating a change in how juveniles organise their social relationships. Analyses of *centrality* metrics (i.e. social position within the network of interaction partners) show that the size of the social circle (*degree*) remains stable across age, whereas tie strength (*strength*) decreases substantially. One-year-old juveniles maintain relationships that are approximately 65% weaker than those of younger individuals ($p = .010$) and interact nearly three times less frequently with highly connected partners in the network (*eigenvector*, $p = .002$). Overall, social ties become less intense and less oriented towards the most connected individuals in the group. Compared to other factors such as sex or maternal hierarchical rank (not detailed here), the effect of social group remains secondary. To further characterise patterns of social proximity, we

compared the structure of proximity networks within a 1-metre radius (i.e. based on individuals' spatial positions) with that of grooming networks (i.e. built from grooming given and received). These two network dimensions become strongly correlated around one year of age, before diverging again at two years (see Figure 1). **Before one year of age**, similarity between proximity and grooming networks is low for grooming given ($\approx 10\%$) and higher for grooming received ($\approx 30\%$). **At one year of age**, similarity peaks (+34% for grooming given, $p < .001$; +8% for grooming received, $p = .012$), with juveniles tending to remain spatially close to their most frequent interaction partners. **By two years of age**, similarity decreases again (-9% and -7% for grooming given and received, respectively), approaching the levels observed before one year.

Overall, these results suggest that **around one year of age**, young vervet monkeys show a peak in **socio-spatial alignment**: they are more frequently near the partners with whom they groom or are groomed, and less often close to others.

2. How do young vervet monkeys allocate their social time across development, and with whom? (Activity budgets)

Time allocated to social activities varies with age and social group membership, with a marked shift around one year of age. **Before one year of age**, social behaviour is strongly structured by group membership: juveniles from the AK group spend *1.4 times more* time engaging in social interactions than those from the KB group ($p < .001$), and key behaviours such as grooming given are directed primarily towards the mother or other close partners, with interactions involving non-kin occurring nearly *ten times less frequently* ($p = .004$). **At one year of age**, this organisation changes substantially. The effect of group membership on social time disappears, the kin bias observed in grooming is no longer evident, and juveniles preferentially interact with same-age partners, while grooming individuals of the opposite sex almost *twice as often* ($p = .001$). **By two years of age**, the effect of group membership re-emerges ($p < .001$), and a modest kin bias in grooming becomes apparent again ($p = .032$), reflecting a reconsolidation of

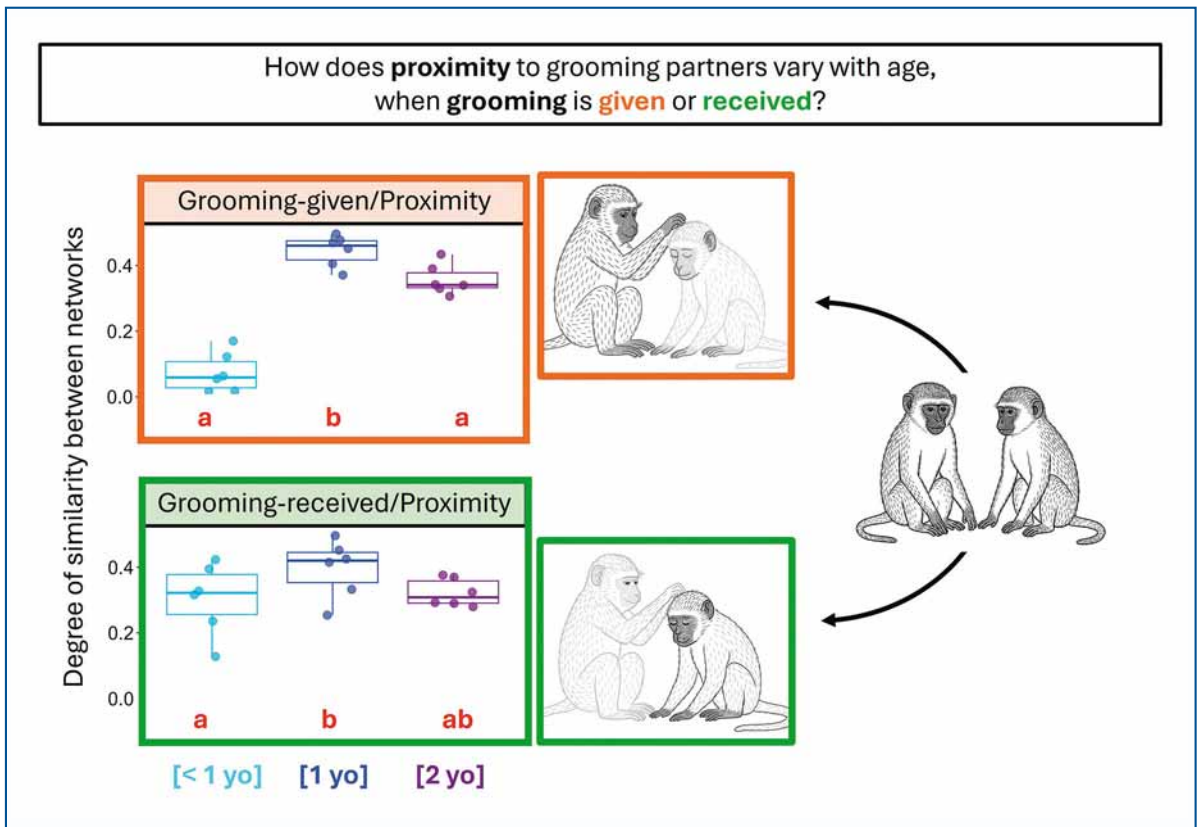


Figure 1. Degree of similarity between proximity networks and grooming-given (top) or grooming-received (bottom) networks across age in young vervet monkeys (i.e. socio-spatial alignment). This similarity index indicates the extent to which grooming partners and proximity partners overlap. Higher similarity values reflect stronger socio-spatial alignment, meaning that the network built from proximity partners closely resembles the network built from grooming partners (given or received). Letters indicate significant differences between age classes: age groups sharing the same letter do not differ significantly, whereas groups with different letters show significant differences (post-hoc tests).

social ties, as juveniles reinvest in and stabilise interactions with familiar partners.

Taken together, these results suggest that **around one year of age**, young vervets undergo a phase of **socio-temporal exploration**: they move beyond the family circle, engage with new partners and interaction patterns, and then progressively re-engage with the social dynamics characteristic of their group.

3. How do young vervet monkeys develop their signalling repertoire across development? (Communication)

Communication in young vervet monkeys varies with both age and social group, affecting not only the types of signals produced (vocal or gestural) but also individuals' overall commu-

nicative profiles, with a marked shift around one year of age. At this stage, (a) differences between social groups temporarily diminish, while (b) individual communicative «signatures» become more pronounced, reflecting a transitory phase of differentiation. For this study, communicative signals were classified at two levels: (i) according to the **broad production channel** (vocal, gestural, or facial), and (ii) according to the **fine-grained production channel**, corresponding to the body part involved (hands, head, trunk, or vocal tract). Age strongly modulates group-level effects for two signal types in particular: facial expressions and manual gestures. A pronounced group effect is observed in the youngest individuals (< 1 year), with approximately 59% fewer

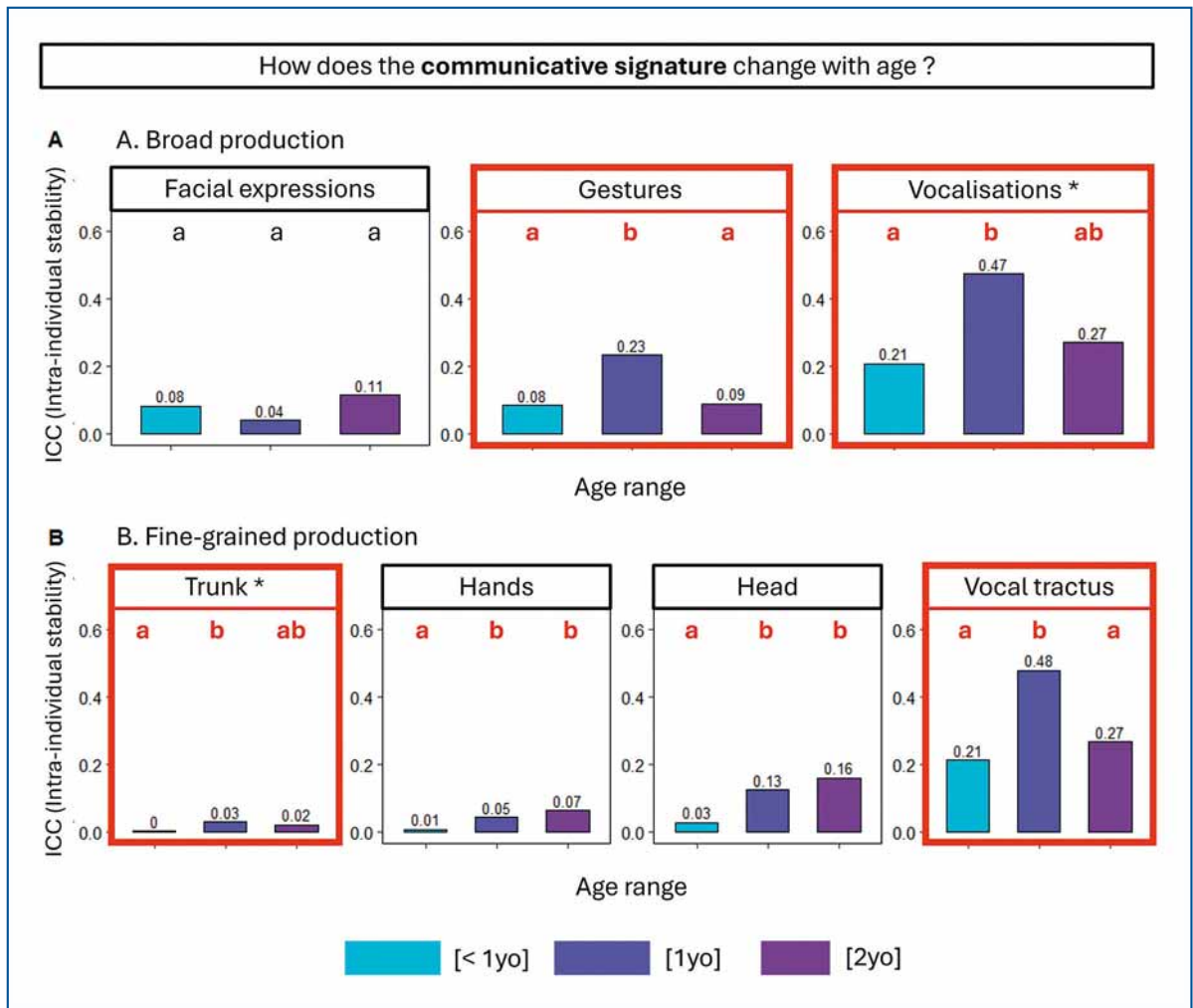


Figure 2. Stability of individual communicative productions over time (measured using the intraclass correlation coefficient, ICC) as a function of signal modality and age. Bars show mean ICC values for three age groups (< 1 year, 1 year, and 2 years), separated by communication type: broad production channel (A) and fine-grained production channel (B). Higher ICC values indicate greater behavioural stability over time, reflecting stronger individual differentiation in communicative productions. Red boxes highlight the modalities showing the highest levels of stability around one year of age (gestures, vocalisations, trunk gestures, and vocal tract signals). Red letters indicate significant differences between age groups: groups sharing the same letter do not differ significantly, whereas groups with different letters do. The asterisk (*) marks cases in which no difference is observed between the < 1 year and 2-year groups, but a significant difference is found between the < 1 year and 1-year groups, suggesting a temporary peak in individual differentiation around one year of age.

facial expressions in the AK group than in the KB group ($p < .001$), and again in the oldest juveniles (2 years), with around 28% more manual gestures in AK than in KB ($p = .020$). Both signal types follow similar developmental trajectories, characterised by the absence of a significant group effect around one year of age ($p > .09$). Beyond group-level patterns, juve-

niles differ markedly from one another in their communicative behaviour, regardless of the modality used, as indicated by high inter-individual variability ($p < .001$). To further characterise this diversity, we examined whether individuals maintained consistent communication styles over time, that is, their degree of intra-individual stability. This was assessed

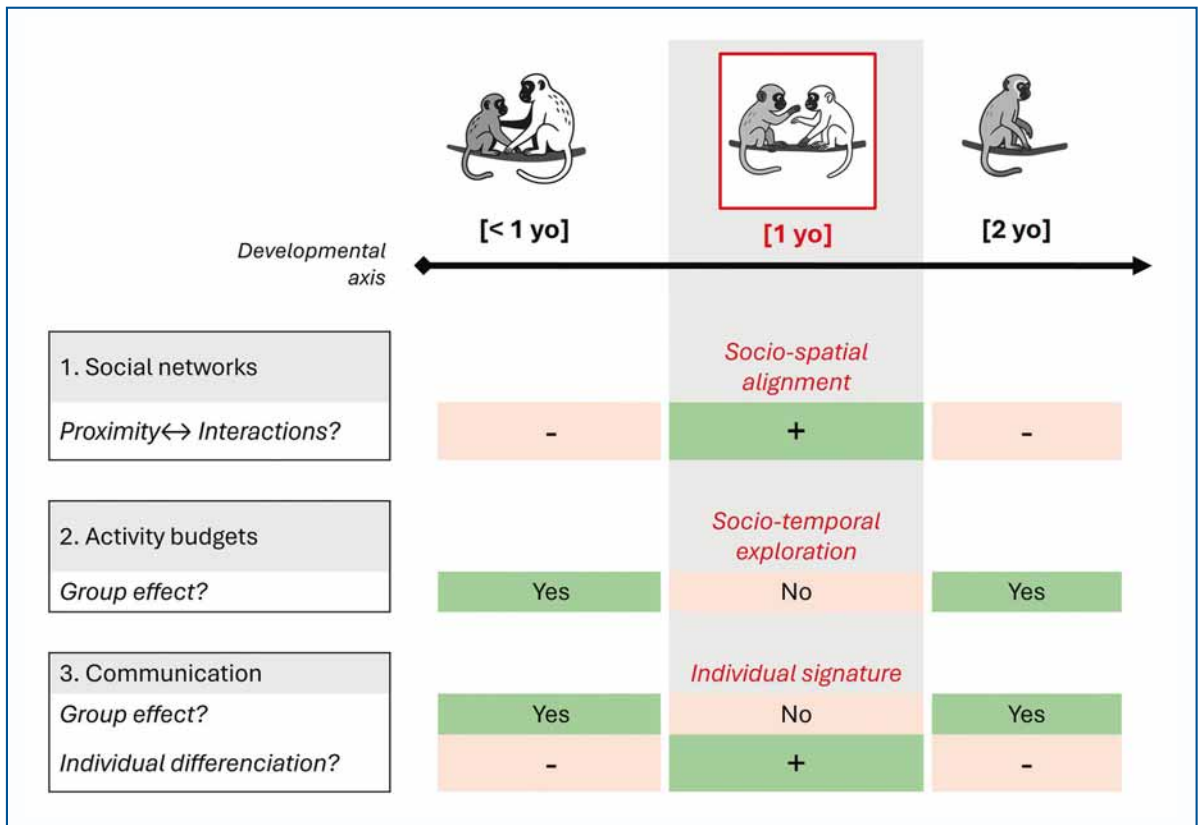


Figure 3. Summary of the results suggesting a transitional phase around one year of age in the social development of young vervet monkeys. Analyses were conducted across three behavioural dimensions (i.e. social networks, activity budgets, and communication). Green cells indicate the presence of a significant effect («Yes») or a significant increase (+), whereas orange cells indicate the absence («No») or a decrease (-) of an effect. Around one year of age, young vervets exhibit three synchronous processes: (1) a (peak in) socio-spatial alignment, characterised by a high degree of similarity between proximity networks and grooming-given networks; (2) a phase of socio-temporal exploration, marked by a transient disappearance of group effects on time allocated to social activities; and (3) a communicative signature, reflecting increased differentiation in communicative styles.

using intraclass correlation coefficients (ICCs). High ICC values indicate that individuals display a distinctive communicative profile while remaining consistent across observations. ICC values peak around one year of age (see Figure 2), particularly for vocalisations and trunk-related gestures (e.g. grooming solicitation postures).

Overall, **around one year of age**, young vervet monkeys exhibit a phase of individualisation in communicative behaviour that can be described as a transitory «**individual communicative signature**», before individual differences gradually fade in favour of group-level patterns.

Discussion

This study examined how social behaviour develops in young vervet monkeys across three levels of analysis: social networks, activity budgets, and communication. We tested the idea that sociality develops progressively, with juveniles expanding their social circle, strengthening their interactions, and gradually converging on group-specific styles. (see Figure 3). At this age, juveniles (i) show a peak in **socio-spatial alignment** within their social networks, (ii) reorganise how they distribute their social time, reflecting a phase of **socio-temporal exploration**, and (iii) display marked **individual signature in communication**, reflecting a transitory individualisation. This period likely reflects a transition

from maternal dependence to greater social autonomy, with interactional styles gradually stabilising at the group level.

1. A turning point at one year: which developmental stage in vervet monkeys?

Around one year of age, young vervet monkeys reach a stage at which autonomy increases while behavioural immaturity persists, creating a period of high inter-individual variability that is particularly conducive to social learning. This profile corresponds to the «young juvenile» stage, which is distinct from both adolescence and reproductive maturity [26], [27]. Individuals remain prepubertal, as reproduction occurs several years later (around 3 years in females and 5 years in males; [27]). Growth is still ongoing, secondary sexual characteristics are absent, and elevated cortisol levels indicate a physiological immaturity that is consistent with the behavioural plasticity observed in our results [28]. At the social level, this

stage coincides with the end of weaning and often with the birth of a younger sibling, two events that substantially alter mother-offspring dynamics [29]. Juveniles increasingly distance themselves from their mother and explore their social environment. At the same time, their communicative signals, which are still immature, become more refined with experience, reflecting a phase of active adjustment between exploration and behavioural stabilisation [16], [30]. Overall, the one-year period appears to represent a developmental window of social reorganisation, in which the balance between increasing autonomy and physiological immaturity promotes the experimentation and behavioural flexibility highlighted in our findings.

2. A turning point at one year: towards social normalisation?

Around one year of age, young vervet monkeys appear to go through a phase of behavioural transition, marking a shift from individual exploration towards a gradual integration into group-level social regularities. Our results show a temporary disappearance of group differences at this age, both in the time allocated to social activities and in

communicative style, followed by their re-emergence around two years of age. This pattern points to a transient phase of behavioural openness, during which juveniles test different forms of interaction before progressively aligning with collective norms. Previous studies conducted on the same population have shown that vervet groups differ in stable ways in their levels of tolerance, prosocial behaviour, and co-feeding distances, while also exhibiting a high degree of social flexibility [19], [31], [32]. Individuals, particularly migrating males, adjust their behaviour to local social practices [19], [33]. In juveniles, the disappearance of group effects at one year of age may reflect the end of a phase dominated by maternal learning, during which behaviour remains largely guided by the mother [34], before a gradual reintegration into group conventions. This process

“Our results do not support a linear developmental trajectory, they reveal a clear transitional phase around one year of age”

of social normalisation may be supported by collective social learning, combining maternal influence with input from other group members,

a mechanism that remains largely unexplored from a developmental perspective in non-human primates. The one-year period may therefore represent a window of social reorganisation, during which juveniles adjust their behaviour as they move from primarily maternal regulation towards active participation in group-level rules.

3. A turning point at one year: which evolutionary perspective?

Beyond species-specific features, the turning point observed around one year of age in vervet monkeys points to non-linear developmental processes that are comparable to those described in human children. In this respect, it resonates with the model of representational redescription proposed by Annette Karmiloff-Smith (1992), which suggests that knowledge initially acquired in an implicit manner is temporarily reorganised before being reconstructed at a higher level of organisation, that is, into a more stable and flexible form that can be generalised across social contexts, without maternal guidance [35], [36]. Applied here, this framework suggests that the social «disorganisation» observed around one

year of age in young vervet monkeys corresponds to a phase of active reorganisation of the individual's social system. This phase is characterised both by the temporary disappearance of previously stable effects (e.g. group-level effects) and by the transient emergence of new behavioural profiles (e.g. patterns of spatial proximity or individual communicative signatures). Such transitional reorganisation phases may therefore reflect developmental mechanisms conserved across social primates, promoting the behavioural plasticity required for the construction and adjustment of social relationships [37]. Finally, vervet monkeys (long used as a model for the study of social traditions [20], [38]) offer a particularly valuable framework for linking development and culture in non-hominoid primates [39], [40], [41].

Conclusion

One is not born a social primate, but rather becomes one. From infancy to early independence, this process does not unfold in a linear manner. Instead, our findings show that around one year of age, young vervet monkeys go through a marked transitional phase, during which they explore new ways of relating to others and display increased individual differentiation in their modes of interaction. This temporary instability, followed by a gradual re-alignment with group-

level regularities, points to a form of social learning grounded in adjustment rather than simple accumulation. Ultimately, learning to live with others emerges as a multidimensional developmental process, involving social networks, the organisation of social time, and communication, dimensions whose cognitive and social foundations remain to be fully understood across species.

Acknowledgment

I thank the Fyssen Foundation for its financial support, as well as the Department of Ecology and Evolution at the University of Lausanne (DEE, UNIL, Switzerland) for hosting me. I am deeply grateful to my supervisors, Prof. Erica van de Waal and Dr Charlotte Canteloup, for their exceptionally supportive and generous guidance. I would also like to thank Dr Ebi Georges and Fannie Beurrier for their inspiring and highly productive collaboration, the coding assistants (Ismaël Kerdli, Emmy Barray, and Chloé Bollin), and the INKAWU Vervet Project team for their support and for the stimulating discussions we shared, both in the field and beyond. I am grateful to my colleagues (who have since become friends) in Lausanne (DEE) and Strasbourg for their constant support over the past two years, both professionally and personally. Finally, I thank my sister, Maïré Dafreville, for her careful proofreading.



Comparer les représentations mentales des formes géométriques chez l'humain et le babouin : la perspective du Langage de la Pensée

Mathias SABLE-MEYER

Senior Research Fellow, Sainsbury Wellcome Centre for Neural Circuits and Behaviour, University College London, London, United Kingdom

Résumé

Les humains produisent depuis toujours des formes géométriques. Comment sont-elles représentées mentalement ? Un modèle récent propose un Langage de la Pensée (Language of Thought ; LoT) pour expliquer ces représentations. Pour en évaluer l'origine évolutive, le travail présenté ici compare humains et babouins dans une tâche d'appariement différé utilisant un large éventail de formes générées selon le modèle LoT. Les comportements diffèrent nettement entre espèces, mais, dans certaines conditions spécifiques, les babouins montrent eux aussi des indices de représentations de type LoT. Chez les deux espèces, un temps de regard long renforce l'effet du prédicteur fondé sur le LoT, ce qui indique qu'il est présent mais nécessite un processus attentionnel. Alors que les humains ajustent leur temps d'observations à la complexité des formes, les babouins ne le font pas : ces représentations ne semblent pas accessibles à leur introspection.

Mots-clés :

Cognition comparée, Langage de la Pensée, Géométrie, Babouins, Appariement différé à un échantillon, Formes

Comparing Geometric Shape Representations in Humans and Baboons : A Language of Thought Perspective

Abstract

Humans across cultures and history produce diverse geometric forms, yet the nature of the mental representations of these shapes remains debated. A recent proposal posits a Language of Thought (LoT) underlying geometric shape representation. To explore its evolutionary origins, we compared humans and baboons (*Papio Papio*) in a delayed match-to-sample task using a wide range of LoT-generated shapes spanning different geometric complexities. Presentation speed was manipulated so that slow trials allowed more time for processing. Despite clear behavioural differences between species, slower presentations revealed a modest contribution of LoT-like representations in baboons, though weaker than in humans. In both species, longer looking times strengthened the effect of the LoT-based predictor. Humans actively modulated their viewing time for complex shapes, making geometric complexity effects evident, whereas baboons did not.

Keywords:

Géométrie, Cognition Comparée, Langage de la Pensée, Babouins, Comportement

Introduction

Les humains dessinent et complètent les parties manquantes de représentations schématiques partielles. Ce comportement n'a pas pu être induit chez les grands singes (Close & Call, 2015 ; Saito et al., 2014 ; Tanaka, 2007). Et la compétence humaine pour les productions symboliques non figuratives n'est pas nouvelle : des gravures symboliques attribuées à *Homo erectus* remontant à environ 500 000 ans ont été trouvées, auxquelles s'ajoutent de nombreux autres vestiges préhistoriques répartis sur différentes périodes et différents sites (d'Errico et al., 2018 ; Henshilwood et al., 2018 ; Joordens et al., 2015 ; Texier et al., 2010).

Même testés dans des conditions rigoureusement identiques, le comportement des humains et des babouins est très différent dans une tâche de perception de régularités géométriques avec des quadrilatères. Seuls les humains se sont montrés sensibles aux régularités géométriques telles que le parallélisme, les angles droits ou l'égalité des côtés (Sablé-Meyer et al., 2021). Par le passé, il a été suggéré que certains aspects de la représentation mentale des formes géométriques pourraient être propres à l'espèce humaine et pourraient éclairer l'émergence des compétences géométriques ainsi que la singularité cognitive humaine (Dehaene et al., 2022).

Le travail présenté ici fournit des données supplémentaires sur les capacités respectives des babouins et des humains dans des tâches avec des formes géométriques, afin de mieux comprendre l'émergence du comportement symbolique. La production de gravures géométriques est-elle propre aux humains parce que les autres primates ne disposent pas des mêmes mécanismes de représentation mentale, ce qui indiquerait que cette capacité est apparue comparativement récemment au cours de l'évolution ? Ou bien d'autres facteurs sont-ils en jeu, auquel cas il devrait être possible de mettre en évidence un certain degré de représentation symbolique chez les primates non humains ?

Conformément à l'hypothèse du Langage de la Pensée (LoT), le travail présenté ici propose un « langage de programmation mentale » spécifique pour les formes géométriques. Dans ce langage, chaque programme dessine une forme unique. Le programme est composé d'instructions de dessin (telles que « ligne droite » ou « ligne courbe ») et de primitives de contrôle (par exemple, « répéter l'instruction n fois »), combinées de façon récursive : un carré, par exemple, est décrit comme « répéter quatre fois : 'tracer une ligne puis tourner d'un angle droit' ».

Siles formes géométriques sont représentées sous forme de program-

mes, alors certaines propriétés de cette représentation programmatique devraient transparaître dans le comportement. Plus précisément, la longueur d'un programme devrait constituer un bon indicateur de la complexité cognitive d'une forme. Un programme engendre une forme unique, mais une forme donnée peut être générée par plusieurs programmes : il faut donc en plus formuler l'hypothèse que les humains utilisent le programme le plus court, c'est-à-dire celui de Longueur Minimale de Description (MDL, pour *Minimal Description Length*). La thèse devient alors : la MDL d'une forme géométrique est un prédicteur de la complexité de la représentation mentale de cette forme. Une description complète du modèle utilisé ici, son origine et de la manière dont il prédit la complexité est disponible dans Sablé-Meyer et al. (2022) et Sablé-Meyer et al. (2026).

Ce travail utilise des stimuli dérivés de ce modèle pour sonder les capacités représentationnelles de babouins (*Papio papio*) et examine leurs performances dans un test portant sur les représentations mentales de formes géométriques sous différentes contraintes temporelles. Leur comportement est directement comparé à celui d'humains.

Bien que les données en faveur d'une représentation de type LoT soient nettement plus probantes chez les humains que chez les babouins, la régularité géométrique influence le comportement des

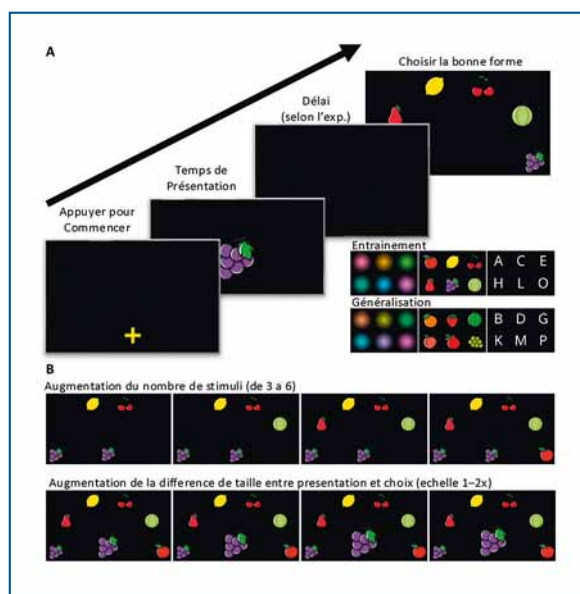


Figure 1 : A. Stimuli et procédure d'entraînement. L'appui sur la croix jaune déclenchait un essai et affichait une cible, qui disparaissait au clic ou après un délai fixe selon la condition. Un écran vide d'une durée fixe (ou aucun écran vide dans l'Exp. 1 ; voir méthode) suivait, puis l'écran de choix apparaissait. Les 36 stimuli utilisés pour l'entraînement sont présentés dans l'encart. **B.** Principales étapes d'entraînement : le nombre de distracteurs, puis la taille de la cible ont été progressivement augmentés afin de rapprocher la tâche autant que possible de celle utilisée chez l'humain. Cette illustration superpose l'écran cible et l'écran de choix pour rendre visible la différence de taille, mais les deux n'apparaissaient jamais simultanément à l'écran.

deux populations sous certaines conditions. Cependant, les babouins n'ont pas utilisé la capacité offerte par l'expérience de s'accorder des durées d'observation plus longues pour les formes plus complexes, ce qui pourrait expliquer le très faible effet de la représentation LoT sur leur comportement. À l'inverse, non seulement les humains ont modulé librement leurs temps de réponse en s'accordant des durées d'observation plus longues, mais ils ont de surcroît adapté ces durées à la difficulté d'un essai donné, en proportion directe des prédictions du modèle LoT.

Expérience 1 : Babouins, rythme libre

Pour commencer a été répliquée, chez les babouins, la méthode précédemment employée chez l'adulte humain pour valider la proposition de langage des formes. Une procédure d'entraîne-

ment destinée à familiariser les babouins avec une tâche d'appariement différé à un échantillon en rythme libre a été conçue pour s'assurer que les participants peuvent s'abstraire des changements de taille et de nombre de distracteurs. Ensuite, l'apprentissage a été confirmé sur un ensemble nouveau de stimuli, avant d'évaluer la performance des babouins sur les stimuli géométriques.

Participants

25 babouins de Guinée ont été testés (*Papio papio*, 18 femelles, tranche d'âge 1,5–23 ans, moyenne 11 ans) provenant de la station de primatologie du CNRS (Rousset-sur-Arc, France); voir Fagot & Bonté (2010) pour plus de détails. L'expérience sur les babouins a reçu l'approbation éthique du Ministère français de l'Éducation (approbation APAFIS 2717-2015111708173794 v3). Douze babouins ont appris avec succès la tâche jusqu'à l'étape des stimuli géométriques. Les autres ont été retirés du projet à différentes étapes du processus d'apprentissage en raison d'un engagement insuffisant, souvent lié à de faibles performances entraînant un taux de récompense trop bas.

Procédure et stimuli

La structure de la tâche est présentée dans la Fig. 1A. Chaque essai débutait par un signal d'attente : une croix jaune à l'écran. Lorsque les babouins étaient prêts à commencer un essai, ils touchaient ce signal. Ce contact déclenchait l'apparition du stimulus cible pour cet essai, affiché au centre de l'écran, dans la moitié inférieure. Dès que la forme cible était touchée, elle disparaissait. L'écran de choix, comportant jusqu'à six formes, s'affichait alors. Les stimuli étaient disposés en demi-cercle centré sur la position de la forme cible, dans l'une de six positions possibles équidistantes du centre.

Les babouins étaient récompensés lorsqu'ils sélectionnaient le stimulus identique, à un changement d'échelle près, à la forme cible précédemment affichée. Dans un premier temps, les essais étaient présentés par blocs de difficulté croissante. Huit blocs d'entraînement avec des images simples ont été suivis d'une étape avec un ensemble différent d'images destinée à tester la compréhension de la tâche, et enfin du bloc avec les essais géométriques. À la fin de chaque bloc, le comportement était évalué et les babouins passaient au bloc suivant lorsqu'ils atteignaient 80 % de réponses correctes sur un bloc donné.

Les stimuli géométriques ont été générés en énumérant les formes géométriques de notre langage par ordre croissant de MDL, c'est-à-dire de la plus simple à la plus complexe selon leur représentation sous forme de programme ; voir Fig. 2. Toutes les formes de MDL 1, 2 et 3 ont été utilisées, celles-ci étant peu nombreuses ; ensuite 7 formes ont été échantillonnées aléatoirement pour chaque valeur de MDL de 4 à 12. Afin de rendre la tâche suffisamment difficile, les distracteurs dans la tâche principale présentaient soit des niveaux de gris similaires (2 sur 5), soit une représentation similaire selon un réseau de neurones artificiels (2 sur 5), soit étaient

tirés uniformément parmi l'ensemble des stimuli. Afin de bloquer en outre les stratégies d'appariement de bas niveau, la taille de la cible était le double de celle des items dans l'écran de choix – les sujets ont été progressivement entraînés à ignorer cette différence de taille en plusieurs étapes.

Protocole d'entraînement

Les animaux ont suivi une série d'étapes d'entraînement au cours desquelles la tâche se rapprochait progressivement de la tâche test, en commençant par une version simplifiée avec un taux de récompense élevé même pour des performances médiocres, afin d'encourager les animaux à persévérer. La difficulté augmentait le long de deux dimensions successives. D'abord, la cible était présentée avec deux distracteurs (soit un total de trois items de choix possibles, assurant un taux de récompense de 33 % même pour un choix aléatoire), puis un nombre croissant de distracteurs un par un jusqu'à atteindre le total de 5 distracteurs, soit six items à l'écran de choix. Ensuite, la taille de la cible a été augmentée peu à peu, d'un facteur d'échelle de 100 % à un facteur de 200 % en quatre étapes (125 %, 150 %, 175 %, 200 %). Après cette procédure d'entraînement, les sujets devaient avoir compris la tâche, s'attendre à ce que la cible soit deux fois plus grande que les items parmi lesquels choisir, et savoir qu'ils devaient chercher la cible parmi six formes possibles.

Afin de confirmer que les babouins avaient compris la structure de la tâche au-delà de l'ensemble spécifique de stimuli utilisés pour l'entraînement, les babouins sont ensuite passés à une étape de généralisation au cours de laquelle tous les stimuli étaient remplacés par des stimuli jamais vus auparavant, mais superficiellement semblables aux stimuli d'entraînement, avant de passer aux formes géométriques cibles.

Analyse des données

Les résultats des 12 sujets ayant complété l'intégralité du régime d'entraînement et le bloc de géométrie sont rapportés ici. Plusieurs variables dépendantes ont été collectées : le « temps d'encodage », correspondant à la durée entre le clic sur la croix jaune et le clic sur le stimulus cible ; le « temps de choix », correspondant à la durée entre l'apparition des stimuli de

MDL	
1	—
2	○
3	⦿ -- ㄣ
4	⊙ ㄗ 。。 --- 8 ㄥ ㄣ
5	⌋ ⊙ ⊗ ⊖ □ ㄣ
6	--- ㄣ ⊖ ㄥ 8 ⊗ ㄣ
7	ㄣ ㄣ ㄣ □ 8 ⊖ ㄣ
8	ㄣ ㄣ ⊖ 9 ㄣ ㄣ ㄣ
9	⊙ 6 ⊖ ㄣ ㄣ ⊙ ㄣ
10	⊙ ㄣ ㄣ ㄣ ㄣ ㄣ ㄣ
11	⊙ ㄣ ㄣ ㄣ ㄣ ㄣ ㄣ
12	⊙ ⊙ ⊙ ⊙ ㄣ ㄣ ㄣ

Figure 2 : stimuli géométriques utilisés dans notre expérience classés par MDL.

choix et le clic sur l'un d'entre eux ; et enfin l'identité du stimulus choisi, ensuite transformée en variable dépendante correct/incorrect. De plus, dans la mesure où les animaux sont susceptibles d'effectuer des compromis vitesse-précision différents de ceux des humains, le score LISAS a été calculé (*Linear Integrated Speed-Accuracy Score*). Cette mesure intègre le temps de réponse et la précision en un indicateur unique, et permet de prendre en compte le compromis vitesse-précision. La formule est

$$LISAS = RT_j + \frac{S_{RT}}{S_{PE}} \times PE_j, \text{ où } RT_j \text{ et } PE_j$$

où RT_j et PE_j désignent respectivement le temps de choix et la proportion d'erreurs dans la condition j , et S_{RT} et S_{PE} les écarts-types globaux du temps de choix et de la proportion d'erreurs (Vandierendonck, 2021).

Chaque essai était caractérisé par la forme cible et l'ensemble des distracteurs : chaque forme cible était codée comme un facteur utilisé comme variable indépendante dans certaines des analyses. De plus, chaque stimulus géométrique possédait plusieurs propriétés, notamment sa MDL, qui est incluse comme prédicteur numérique dans les analyses. D'autres stratégies peuvent être à l'œuvre lors de la tâche d'appariement à un échantillon (par exemple, des distracteurs peuvent être rejetés sur la seule base de leur luminance) et que ces autres stratégies sont partiellement corrélées avec la MDL, des estimations numériques de ces propriétés visuelles ont été ajoutés comme régresseurs confondant. Afin de contrôler les propriétés visuelles de bas niveau : la luminance (Grays) et la fréquence spatiale (Fréq. Spat.) de chaque forme. De plus, afin de prendre en compte d'autres propriétés visuelles des formes susceptibles de corrélérer avec la MDL, mais qui ne sont en fin de compte pas aussi fines que notre proposition, ont été manuellement dénombrés et inclus comme régresseurs le nombre d'extrémités (Nex), d'intersections où deux lignes se rencontrent (singularités, variable Ni2), d'intersections où trois lignes se rencontrent (Ni3), d'intersections où quatre lignes ou plus se rencontrent (Ni4+). Enfin, ont été inclus des propriétés topologiques telles que la connexité (nombre de parties disjointes, Ndis), et enfin la présence ou l'absence d'une forme fermée (clôture) (Chen, 1982 ; Roelfsema & Singer, 1998 ; Wagemans et al., 2012).

Résultats

Entraînement et généralisation

Les babouins ont appris la tâche avec succès et leurs performances étaient supérieures au hasard dès le premier bloc de chaque étape d'entraînement (test t contre le niveau du hasard, $p < 0,001$). Les babouins ont également généralisé immédiatement à de nouveaux stimuli, puisque leurs performances étaient supérieures au hasard dès le premier bloc de l'étape de « généralisation » (taux de réussite moyen = 0,61 ; hasard = 0,167). Les blocs comportant plusieurs répétitions du même stimulus cible, il est informatif d'estimer le taux moyen de réussite lors de la première présentation de chaque stimulus. Là encore, les performances étaient supérieures au hasard (taux de réussite moyen = 0,43, IC à 95 % [0,35 ; 0,50], $t(11) = 8,02$, $p < 0,001$).

Les babouins n'ont pas mis significativement plus de temps à atteindre le critère de réussite à l'étape de généralisation que pour l'étape d'entraînement précédente : le nombre moyen d'essais pour la dernière étape avant la généralisation était de 1368 (SEM = 240,52 ; min = 216 ; max = 6480), tandis que pour l'étape de généralisation il était de 1971 (SEM = 574,59 ; min = 216 ; max = 6480 ; test t apparié sur le nombre d'essais, bilatéral : différence = - 603,00, IC à 95 % [- 1923,40 ; 717,40], $t(11) = - 1,01$, $p = ,336$).

Formes géométriques

Les performances des babouins étaient significativement supérieures au hasard dès le premier bloc de formes géométriques (taux de réussite moyen = 0,46, IC à 95 % [0,42 ; 0,51], $t(11) = 15,50$, $p < 0,001$). Bien que tous les animaux aient fini par atteindre le critère de 80 % de réussite, les babouins ont mis significativement plus de temps à atteindre ce critère dans la condition géométrique que dans l'étape de généralisation (nombre d'essais : moyenne = 3337,67 ; SEM = 530,47 ; min = 476 ; max = 6528 ; test t apparié sur le nombre d'essais, bilatéral : - 1366,67, IC à 95 % - 2265,01 ; - 468,32], $t(11) = - 3,35$, $p = 0,006$).

Ensuite vient l'analyse des performances des babouins face aux différentes formes géométriques. La première observation est que le temps d'encodage n'était pas une mesure pertinente dans cette expérience : les babouins ont employé des « temps d'encodage » très courts, avec une moyenne de 193 ms (distribution des moyennes

par sujet : SEM = 18,58 ms ; min = 126,00 ms ; max = 319,60 ms). Cette durée n'était pas modulée par la forme cible : une ANOVA à un facteur inter-sujets comparant l'effet de la forme sur le temps d'encodage n'a révélé aucun effet significatif [$F(67, 737) = 1,07, p = 0,334$]. Ces observations suggèrent que les animaux touchaient l'échantillon aussi vite que possible afin de le faire disparaître et passer à l'écran de choix. En effet, la croix de départ et le stimulus cible occupant la même position, il était possible de « double-cliquer » rapidement sur l'écran pour passer à l'écran de choix tout en ne voyant que brièvement le stimulus cible. Contrairement aux humains, les babouins n'ont pas modulé leurs actions pour faire varier la durée d'affichage de la cible en fonction de la complexité de l'item présenté, ne tirant aucun parti de la possibilité d'observer certaines formes plus longtemps que d'autres, ni même d'observer longtemps quelque forme que ce soit. Pour cette expérience, cette variable dépendante n'a pas été analysée plus en profondeur ; cette observation a motivé les modifications de protocole pour l'expérience 2.

La comparaison directe avec les données humaines est rendue compliquée par le fait que (1) les babouins n'ont pas modulé librement leur temps d'encodage, rendant impossible une analyse de cette variable, et (2) les deux populations ont effectué des compromis vitesse-précision différents. Par rapport à des données précédemment recueillies dans une condition humaine en rythme libre avec la même tâche (Sablé-Meyer et al., 2022), la précision du groupe humain était quasiment parfaite : le taux moyen de réussite était de 99 % (SEM = ,12 %) ; 34,9 % des participants ne commettaient aucune erreur, ne laissant aucune variance à expliquer. En revanche, leur temps de choix était comparativement plus lent, avec un temps de choix moyen de $1,52 \pm ,03$ s chez les humains contre $1,11 \pm ,05$ s chez les babouins (test t pour deux échantillons, $p < 0,001$).

En raison de ces différences, et afin de combiner l'information relative au temps de choix et à la précision de manière identique dans les deux populations, ces mesures dépendantes ont été unifiées en utilisant une mesure intégrée de vitesse et de précision, le score LISAS. Il y avait un score LISAS par participant et par forme. Cette mesure constitue notre variable dépendante prin-

cipale, qui a été comparée la MDL à la fois dans un modèle linéaire simple et dans un Modèle Linéaire Généralisé (GLM) incluant les régresseurs de contrôle, comme le montre la Fig. 3A, première ligne. Ni un modèle linéaire simple avec la MDL et un intercept comme prédicteurs ($F(1,10) = 2,51, p = 0,14, R^2 = 0,20$), ni un GLM à effets mixtes n'ont indiqué que la MDL était un prédicteur significatif du comportement des babouins au seuil $p < ,05$. Par conséquent, cette expérience ne permet pas conclure en faveur de représentations de type LoT chez les babouins.

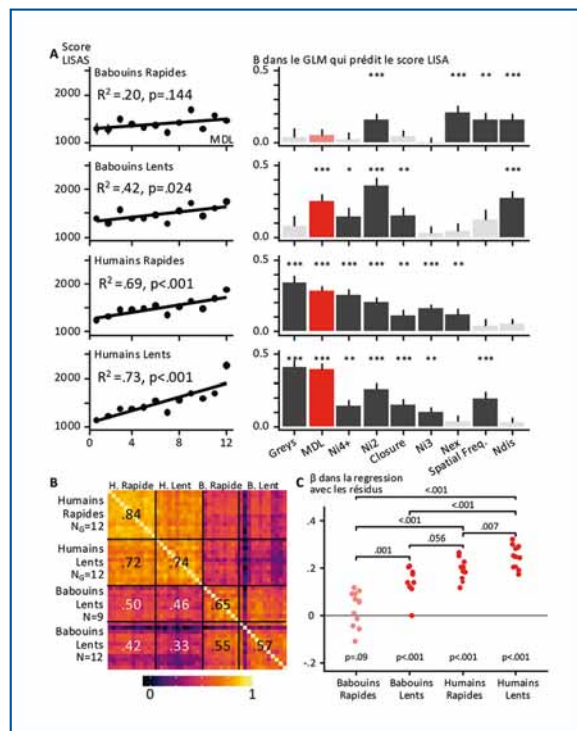


Figure 3 : A. Régression simple et GLM pour les quatre conditions : deux populations (humains et babouins) et deux conditions de rythme (rythme lent, rythme rapide). La régression porte sur les scores LISAS ; la régression simple contre la MDL, et le GLM sur l'ensemble des régresseurs identifiés précédemment. **B.** Coefficients de corrélation à travers les 68 formes pour chaque babouin, dans les deux conditions, et par rapport à chaque groupe humain dans les deux conditions. Les valeurs indiquées à l'intérieur correspondent au coefficient de corrélation moyen dans une cellule donnée en excluant la diagonale, soit la corrélation moyenne entre les populations et conditions correspondantes. **C.** Coefficients d'une régression simple de la MDL sur les résidus d'une régression du score LISAS incluant tous les autres régresseurs. Statistiques issues de tests t par paires entre chaque population et condition.

Expérience 2 : Babouins, rythme lent

Les résultats de l'expérience 1 ont montré que le comportement des babouins, contrairement à celui des humains, n'était que faiblement, voire pas du tout, influencé par la complexité géométrique telle que mesurée par la MDL. Cependant, les babouins n'ayant pas observé les formes complexes plus longtemps que les formes simples, il se peut qu'ils n'aient pas eu le temps de les encoder correctement, ce qui biaiserait le comportement en faveur de stratégies perceptives de bas niveau pouvant être calculées en un bref coup d'œil. Afin de corriger ce biais et d'offrir une comparaison plus directe avec les humains, cette expérience a été répliquée avec des durées d'observation et d'attente plus longues, fixes et indépendantes du sujet, fixées à la moyenne de la condition humaine en rythme libre. L'espoir était que cette manipulation fournirait aux babouins suffisamment de temps pour encoder une représentation riche de la forme cible et l'utiliser lors de la période de choix. Il devient alors possible d'examiner si, dans ces conditions plus lentes, leur comportement serait davantage corrélé avec la MDL des formes.

La population et les stimuli étaient strictement identiques ; la procédure a été modifiée pour inclure un temps d'affichage et un temps d'attente de 1000 ms chacun. Afin d'habituer les babouins à ces délais, 12 étapes d'entraînement supplémentaires ont été introduites, augmentant progressivement d'abord la durée d'affichage de 200 ms à 1000 ms, puis la durée du délai de 0 ms à 1000 ms.

Résultats

Les babouins ont dû réapprendre la première étape de l'entraînement (durée de présentation de 200 ms, délai de 0 ms avant l'appariement), puis ont progressé très rapidement à travers les étapes successives d'augmentation de la durée de la cible et du délai (le nombre médian de blocs nécessaires pour passer à l'étape suivante était de 2 pour toutes ces étapes, à l'exception de la première). Les animaux ont ensuite appris les étapes ultérieures de manière très similaire à l'expérience 1.

Lors des essais géométriques, la performance moyenne à travers les formes était très comparable à celle de l'expérience 1 : après filtrage des blocs dépassant 70 % de réponses correctes comme précédemment, le coefficient de Pearson

entre les deux expériences était $r = 0,90$. Les temps de choix étaient également très similaires (distribution du temps de choix moyen à travers les formes : moyenne = 1197 ms ; SEM = 20,65 ; min = 755,60 ; max = 1544,50 ; corrélation de Pearson à travers les formes entre les expériences : $r = 0,81$).

Malgré cette similitude marquée dans le comportement, les différences observées n'étaient pas simplement dues à du bruit et peuvent être capturées à l'aide des différents modèles. Dans cette expérience, le score LISAS a été à nouveau corrélé avec la MDL dans un modèle linéaire simple (score LISAS : $F(1,10) = 7,10$, $p = 0,024$, $R^2 = 0,42$; voir Fig. 3A, 2^e ligne). La MDL a aussi prédit le score LISAS dans un GLM à effets mixtes incluant les autres prédicteurs décrits ci-dessus (coefficient associé au terme MDL estimé à 0,25, IC à 95 % [0,15 ; 0,35], $p < 0,001$ dans un test t à un échantillon contre 0). La MDL n'était toutefois pas le seul prédicteur du score LISAS des babouins, puisque le nombre d'intersections à 2 et à 4 voies, la clôture de la forme et le nombre de parties disjointes étaient également des prédicteurs significatifs.

Expérience 3 : Humains, rythme rapide

L'augmentation du temps d'encodage de la cible a modifié le comportement des babouins de manière mesurable. En particulier, le score LISAS des babouins dans la condition à rythme lent s'est mis à corrélérer avec la MDL des formes, un résultat auparavant observé uniquement chez les humains (Sablé-Meyer et al., 2022). Cette découverte a conduit à explorer si, à l'inverse, avec des temps d'encodage très courts, les humains perdraient leur corrélation avec la MDL et adopteraient un comportement semblable à celui des babouins.

Afin de répondre à cette question, des données chez des participants humains avec des durées d'affichage et de délai fixées à des valeurs courtes au lieu d'être en rythme libre ont été collectées. Conjointement avec les données humaines antérieures dans la condition en rythme libre (Sablé-Meyer et al., 2022), cette expérience fournit un design expérimental 2×2 croisant le rythme (rapide ou lent) avec l'espèce (humains versus babouins) — avec la seule différence que la condition lente chez les humains était en rythme libre, avec un délai variant selon les formes, tandis que

c'était la condition rapide qui était en rythme libre chez les babouins.

Participants

560 participants ont été recrutés en ligne pour cette expérience. Les données démographiques étaient auto-déclarées. L'âge moyen était de 37,7 ans ($ET = 19,1$; 1^{er} quartile 28, 3^e quartile 45). L'échantillon comprenait 130 femmes, 408 hommes et 22 personnes ne s'identifiant ni comme l'un ni comme l'autre.

Conformément aux critères d'exclusion issus de travaux antérieurs (Sablé-Meyer et al., 2022), les participants dont le temps de choix moyen dépassait de 3 écarts-types la moyenne inter-participants ont été retirés. De même, pour chaque forme, les réponses dépassant de 3 écarts-types la moyenne pour cette forme ont été retirés. Aucun filtrage sur les performances n'a été appliqué. Ces statistiques ont été calculées séparément et sur l'ensemble du jeu de données : certaines observations ont été identifiées comme aberrantes selon les deux critères. Au total, 4 participants ont été retirés de l'analyse et 1,85 % des observations ont été exclues.

Procédure, stimuli et protocole d'entraînement

Afin de tester le comportement des humains sous pression temporelle lors de cette tâche, ce nouveau groupe de participants a été testé avec une durée d'affichage fixe de 100 ms. Le délai d'attente a été supprimé, afin de reproduire la structure globale de l'expérience 1. Les participants ont reçu l'instruction explicite de trouver la forme correspondant à la cible, et ont suivi les mêmes étapes d'entraînement que les babouins, dans le même ordre mais de manière accélérée. Toute réussite à une étape d'entraînement les faisait passer à l'étape suivante ; en cas d'échec, l'étape était répétée. Les essais débutaient par un cercle jaune vide délimitant l'emplacement de la future cible, au lieu d'une croix jaune. Les stimuli étaient identiques à ceux utilisés dans l'expérience 2.

Afin de comparer les babouins, qui ont effectué de nombreuses répétitions par individu et par condition, avec des humains qui n'ont effectué qu'un seul essai par condition, une stratégie de pseudo-participants a été adoptée pour agréger les données et obtenir un nombre de participants identiques à l'expérience 1. Les identifiants des participants ont été triés par ordre lexicogra-

phique puis affectés aux groupes 1 à 12 selon le rang de leur identifiant de manière entrelacée (le 1^{er} identifiant est affecté au groupe 1, le 2^e au groupe 2, etc., le 12^e au groupe 12, le 13^e au groupe 1, le 14^e au groupe 2, etc., jusqu'au dernier participant). Cette procédure assurait un regroupement systématique mais aléatoire des participants et créait autant de pseudo-participants que de sujets dans l'expérience 1. Elle permettait également d'estimer un score LISAS chez les humains – en effet, chaque participant n'ayant effectué qu'un seul essai par forme, le second terme de l'estimateur LISAS aurait été multiplié par 0 ou par 1 puisqu'il est impossible d'estimer le taux d'erreur pour un unique stimulus géométrique.

Ensuite, lorsque des comparaisons directes entre chaque babouin et d'autres babouins ou des humains, au lieu de rapporter les résultats des participants humains individuels, les comparaisons ont été effectuées avec ces pseudo-participants. Dans ces analyses, il n'est plus possible de comparer les performances entre les différents participants humains, mais cela rend la comparaison directe entre les différentes conditions plus aisée.

Résultats

Le nombre moyen d'essais nécessaires par étape d'entraînement était de 1,4 ($SEM = ,016$ inter-participants) : les participants n'ont rencontré aucune difficulté à comprendre la tâche et à effectuer la tâche d'appariement différé à un échantillon en rythme rapide. Le taux de réussite global pour la période test était de 96,3 % ($SEM = 0,27$). En outre, 22,8 % des participants n'ont commis aucune erreur, et 481 des 556 participants ont commis moins de 5 erreurs durant la période test. Malgré ce taux de réussite élevé, les performances étaient légèrement inférieures à celles de la condition humaine en rythme libre : la normalité ne pouvant être supposée lorsqu'autant de participants ont une performance parfaite, un test de la somme des rangs de Wilcoxon a été utilisé pour mettre en avant une différence significative ($W = 42\,986$, $p < 0,001$).

Le comportement avec aux formes géométriques a ensuite été étudié. La MDL corrélait significativement avec le score LISAS dans une régression linéaire simple ($F(1,10) = 21,76$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,69$; Fig. 3A). La MDL prédisait également le score LISAS dans un GLM à effets

mixtes incluant les autres prédicteurs décrits précédemment (coefficient associé au terme MDL estimé à 0,28, IC à 95 % [0,21 ; 0,35], $p < 0,001$). Dans cette régression, la MDL était le deuxième meilleur prédicteur, après les niveaux de gris (c'est-à-dire la luminance ; voir Fig. 3A, 3^e panneau).

Résultats d'ensemble

La Fig. 3A agrège les résultats des régressions linéaires simples et du GLM complet sur le score LISAS pour chaque condition. Dans les deux populations, la condition à rythme rapide a suscité un effet significativement plus faible de la MDL sur le comportement, ce qui suggère que les opérations mentales nécessaires à l'estimation du programme mental d'une forme requièrent un certain temps et un certain effort.

La Fig. 3B compare les conditions et montre la matrice de corrélation des scores LISAS de chaque babouin et de chaque pseudo-participant humain, à travers les 68 formes, séparément pour les deux conditions (rythme rapide et rythme lent). Le comportement des babouins dans ces deux conditions était davantage corrélé entre eux qu'avec le comportement des humains dans l'une ou l'autre condition. De même, le comportement des humains dans ces deux conditions était davantage corrélé entre eux qu'avec celui des babouins dans l'une ou l'autre condition. Ainsi, dans cette tâche géométrique, les babouins différaient des humains indépendamment des conditions de la tâche (Fig. 3B). Néanmoins, contraindre les humains à encoder la forme en 100 ms rendait leur comportement davantage corrélé avec celui des babouins dans l'une ou l'autre condition que lorsque les humains passaient la condition en rythme libre.

Afin de mesurer dans quelle mesure les humains sont davantage corrélés avec les babouins dans la condition rapide que dans la condition lente, un test non paramétrique a été effectué. Les différentes cellules de la matrice de corrélation n'étant pas indépendantes, il s'agit d'une analyse par bootstrap en permutant les scores de chaque forme pour chaque (pseudo-)sujet. Cette procédure estime la distribution nulle empirique de la différence moyenne de corrélation entre les humains dans une condition et les babouins dans les deux conditions. Cette procédure a été répétée 1000 fois : la vraie différence était supérieure à la différence mesurée

pour chacune des permutations. Ceci fixe une borne supérieure à la valeur p et indique que la corrélation moyenne entre les données du groupe humain en rythme rapide et les données des babouins est significativement plus élevée que la corrélation avec les données du groupe humain en rythme libre ($p < 0,001$).

Afin de tester des prédictions plus spécifiques, la Fig. 3C rapporte une régression de la MDL sur les résidus d'un GLM incluant les régresseurs de contrôle (sans la MDL). Pour ce faire, un GLM incluant tous les prédicteurs standardisés (z -scorés) des GLM à effets mixtes à l'exception de la MDL a été fitté aux données. Les résidus de ce modèle ont ensuite été standardisés puis une régression linéaire simple avec la MDL standardisée comme seul prédicteur a été estimée. Le coefficient estimé pour chaque participant est la métrique étudiée ensuite.

Premièrement, en comparant ces valeurs à 0, un effet significatif de la MDL de la forme dans les deux conditions humaines est visible : cet effet est aussi présent dans les données babouins en rythme lent (voir Fig. 3A). Les comparaisons par paires entre les populations (test t pour deux échantillons, statistiques rapportées dans la Fig. 3C) révèlent une différence significative entre la condition babouins en rythme rapide et la condition humains en rythme rapide, ainsi qu'une différence significative entre la condition babouins en rythme lent et la condition humains en rythme libre : dans les deux cas, la magnitude du prédicteur MDL était significativement plus élevée chez les humains. En revanche, malgré une tendance pour la condition babouins en rythme lent à exhiber des poids de corrélation avec la MDL plus faibles que dans les humains en rythme rapide, cette différence n'était pas significative au seuil $p < 0,05$ et semblait portée par un seul individu.

Afin de séparer l'effet de la population et de la durée d'encodage sur l'effet de la MDL, une ANOVA à deux facteurs avec l'espèce (humains ou babouins) et le rythme (lent ou rapide) comme prédicteurs inter-sujets des coefficients du prédicteur MDL dans la régression sur les résidus des autres régresseurs a été effectuée. Cette analyse a mis en avant un effet principal important de l'espèce ($F_{1,41} = 60,8$, $\eta_G^2 = 0,60$, $p < 0,001$) et un effet principal significatif de la durée d'encodage ($F_{1,41} = 23,1$, $\eta_G^2 = 0,36$, $p < 0,001$), mais pas

d'interaction significative ($F_{1,41} = 2,8$, $\eta_G^2 = 0,63$, $p < 0,10$).

Globalement, ces résultats indiquent que les babouins étaient moins corrélés avec la MDL que les humains. Dans les deux cas, un rythme de présentation plus lent renforçait la corrélation avec la MDL, mais il n'y avait pas d'interaction entre ces deux facteurs. On observera que la variance expliquée était nettement plus élevée pour le facteur espèce que pour le facteur durée d'encodage (η_G^2), une estimation de la proportion de variance expliquée par un facteur dans les ANOVA (Olejnik & Algina, 2003)).

Discussion et conclusion

À travers ces expériences, un modèle de la représentation humaine des formes géométriques rend également compte d'une part de la variance du comportement des babouins dans une tâche comparable. En effet, lorsque les babouins effectuent une tâche d'appariement différé à un échantillon, avec une durée de présentation d'une seconde et des formes géométriques échantillonnées à partir d'un langage génératif pour les formes géométriques, leur profil de performance sur une forme donnée est faiblement mais significativement prédit par la longueur du plus court programme ayant engendré cette forme. Cet effet de la longueur du programme le plus court était modulé par le temps d'observation de la forme cible avant l'appariement : lorsque les participants observaient plus longtemps la forme cible, leur comportement corrélait davantage avec le prédicteur MDL.

Ces résultats mettent aussi en évidence plusieurs différences intéressantes entre les espèces. Premièrement, l'effet de la MDL était significativement plus faible chez les babouins dans l'ensemble, au point d'être non significatif dans la condition en rythme libre. Deuxièmement, les deux populations se sont comportées de manière opposée quant à la gestion du rythme : tandis que les babouins répondaient uniformément vite quelle que soit la forme (et globalement très rapidement), les humains observaient plus longtemps les formes de MDL élevée. C'est pourquoi, afin de rendre les deux populations plus comparables, il a fallu ralentir le rythme de présentation chez les babouins mais l'accélérer chez les humains.

Lorsqu'ils disposaient d'un temps de présentation sans contrainte, les humains ralentis-

saient pour observer plus longtemps les formes géométriquement complexes : une stratégie rationnelle et métacognitive qui améliorerait la mémorisation et permettait aux participants de la condition en rythme libre de surpasser même le groupe humain en rythme rapide, déjà très performant. L'allocation sélective de leur temps d'observation témoigne d'une sensibilité introspective à la complexité des formes (Sablé-Meyer et al., 2021). À l'inverse, les babouins n'ont pas exploité la possibilité de moduler leur rythme pour prolonger le temps d'étude des formes complexes, ce qui suggère des compromis liés à la tâche différents selon les espèces. Cette différence pourrait provenir de plusieurs facteurs, non exclusifs : les babouins pourraient être plus impulsifs ou présenter un contrôle métacognitif ou inhibiteur réduit, bien que des données indiquent qu'ils réussissent bien aux tâches de suivi métacognitif et de contrôle (Loyant et al., 2025 ; Malassis et al., 2015) ; alternativement, leurs systèmes de contrôle cognitif pourraient ne pas avoir d'accès introspectif à la complexité des formes, de sorte que la complexité influence leur comportement mais pas de manière à ce qu'ils puissent l'anticiper.

Si les babouins ont montré un faible effet de la MDL, cette limitation doit être interprétée à la lumière de l'utilisation d'un LoT inspiré par les productions humaine pour les formes géométriques. Bien que ce modèle sans paramètre libre soit avantageux pour la validation chez l'humain, ses primitives – choisies pour capturer les formes élémentaires que les humains produisent préférentiellement – pourraient ne pas être adaptées aux primates non humains. Des travaux antérieurs sur les modèles de LoT montrent que, même au sein de l'espèce humaine, l'ensemble optimal de primitives varie avec l'âge, le niveau d'éducation et l'apprentissage (Amalric et al., 2017), et que des cadres flexibles permettant de sélectionner parmi plusieurs langages ou d'acquérir de nouvelles primitives au fil du temps capturent souvent mieux le comportement (Piantadosi et al., 2012 ; Piantadosi et al., 2016 ; Rule et al., 2020). En l'absence de productions géométriques de primates non humains pour guider la conception du langage, une proposition fondée sur l'humain constitue un point de départ raisonnable, mais les recherches futures devraient explorer des langages alternatifs mieux adaptés aux primates non humains en parcourant à la fois

l'espace des programmes et l'espace des langages, et en répliquant le paradigme avec des formes issues de plusieurs propositions de LoT concurrentes.

Une discussion plus approfondie de ces résultats, accompagnée de comparaisons avec d'autres théories de la perception des formes et avec des résultats antérieurs, est disponible dans Sablé-Meyer et al. (2026).

Conclusion. Ce travail présente des données en faveur de la possibilité d'une représentation rudimentaire de type Langage de la Pensée pour les formes géométriques chez le babouin, bien que cet effet soit plus faible que chez l'humain et soit modulé par la durée d'encodage dans les deux espèces. Contrairement aux humains, les babouins ne modulent pas librement leur rythme de manière à améliorer la prédictibilité par les modèles LoT ; ils tendent au contraire à répondre aussi vite que possible à moins d'y être contraints, ce qui suggère que le coût d'accès ou de déploiement d'une stratégie LoT pourrait être plus élevé chez eux, que leur contrôle inhibiteur est réduit, ou que leur LoT diffère de celui testé ici. Globalement, ces résultats indiquent que certaines des représentations mentales antérieurement postulées pour les humains pourraient être partiellement présentes chez les primates non humains, soulevant la question de savoir pourquoi les humains produisent naturellement des productions picturales géométriques alors que les babouins ne le font pas. Au-delà d'un riche jeu de données comparatif, ces résultats répliquent aussi la forte influence de la Longueur Minimale de Description (MDL) sur le comportement humain – même sous de sévères contraintes temporelles – et, en détectant des traces rudimentaires de cet effet chez les babouins, ils pourraient contribuer à éclairer les racines évolutives du comportement symbolique chez l'humain.

Remerciements

Je tiens à remercier la fondation FYSSSEN d'avoir financé mes années postdoctorales. Je tiens aussi à remercier les deux collaborateurs principaux pour cette étude, Stanislas Dehaene et Joel Fagot, et remercier leurs financements respectifs : INSERM, CEA, CNRS, Collège de France, an ERC pour S.D., et les grants ANR-11-LABX-0036 and ANR-16-CONV-0002 pour J.F. Je souhaite aussi remercier Tim Behrens, son équipe, et le reste du Sainsbury Wellcome Center

pour leurs conseil, l'infrastructure, et la stimulation intellectuelle constante pendant mon postdoc. Enfin, je souhaite remercier Kristian Tylén et Izzy Wisher pour l'organisation d'un workshop a CogSci, puis l'édition d'un numéro spécial de la revue TopiCS dans lequel est paru une version complète du travail présenté ici.

Références

- Amalric, M., Wang, L., Pica, P., Figueira, S., Sigman, M., & Dehaene, S. (2017). The language of geometry : Fast comprehension of geometrical primitives and rules in human adults and preschoolers. *PLoS Computational Biology*, 13(1), e1005273.
- Chen, L. (1982). Topological structure in visual perception. *Science*, 218(4573), 699–700.
- Close, J., & Call, J. (2015). From colour photographs to black-and-white line drawings : An assessment of chimpanzees'(Pan troglodytes') transfer behaviour. *Animal Cognition*, 18, 437–449.
- Dehaene, S., Al Roumi, F., Lakretz, Y., Planton, S., & Sablé-Meyer, M. (2022). Symbols and mental programs : A hypothesis about human singularity. *Trends in Cognitive Sciences*, 26(9), 751–766. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2022.06.010>
- Errico, F. d', Doyon, L., Colagé, I., Queffelec, A., Le Vraux, E., Giacobini, G., Vandermeersch, B., & Maureille, B. (2018). From number sense to number symbols. An archaeological perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 373(1740), 20160518. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0518>
- Fagot, J., & Bonté, E. (2010). Automated testing of cognitive performance in monkeys : Use of a battery of computerized test systems by a troop of semi-free-ranging baboons (Papio papio). *Behavior Research Methods*, 42(2), 507–516. <https://doi.org/10.3758/BRM.42.2.507>
- Henshilwood, C. S., Errico, F. d', Niekerk, K. L. van, Dayet, L., Queffelec, A., & Pollarolo, L. (2018). An abstract drawing from the 73,000-year-old levels at Blombos Cave, South Africa. *Nature*, 562(7725), 115–118. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0514-3>
- Joordens, J. C., Errico, F. d', Wesselingh, F. P., Munro, S., Vos, J. de, Wallinga, J., Ankjær-gaard, C., Reimann, T., Wijbrans, J. R., Kuiper, K. F., et al. (2015). Homo erectus at Trinil on Java

used shells for tool production and engraving. *Nature*, 518(7538), 228.

- Loyant, L., Collins, L., & Joly, M. (2025). Inhibitory control tests in non-human animals : Validity, reliability, and perspectives. *Biological Reviews*.

- Malassis, R., Gheusi, G., & Fagot, J. (2015). Assessment of metacognitive monitoring and control in baboons (*Papio papio*). *Animal Cognition*, 18(6), 1347–1362.

- Olejnik, S., & Algina, J. (2003). Generalized eta and omega squared statistics : Measures of effect size for some common research designs. *Psychological Methods*, 8(4), 434.

- Piantadosi, S. T., Tenenbaum, J. B., & Goodman, N. D. (2012). Bootstrapping in a language of thought : A formal model of numerical concept learning. *Cognition*, 123(2), 199–217. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.11.005>

- Piantadosi, S. T., Tenenbaum, J. B., & Goodman, N. D. (2016). The logical primitives of thought : Empirical foundations for compositional cognitive models. *Psychological Review*, 123(4), 392.

- Roelfsema, P. R., & Singer, W. (1998). Detecting connectedness. *Cerebral Cortex (New York, NY : 1991)*, 8(5), 385–396.

- Rule, J. S., Tenenbaum, J. B., & Piantadosi, S. T. (2020). The Child as Hacker. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(11), 900–915. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.07.005>

- Sablé-Meyer, M., Ellis, K., Tenenbaum, J., & Dehaene, S. (2022). A language of thought for the mental representation of geometric shapes. *Cognitive Psychology*, 139, 101527.

- Sablé-Meyer, M., Fagot, J., Caparos, S., Kerkoerle, T. van, Amalric, M., & Dehaene, S. (2021). Sensitivity to geometric shape regularity in humans and baboons : A putative signature of human singularity. *PNAS*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023123118>

- Sablé-Meyer, M., Fagot, J. and Dehaene, S. (2026), Comparing Geometric Shape Representations in Humans and Baboons : A Language of Thought Perspective. *Top. Cogn. Sci.*. <https://doi.org/10.1111/tops.70038>

- Saito, A., Hayashi, M., Takeshita, H., & Matsuzawa, T. (2014). The Origin of Representational Drawing : A Comparison of Human

Children and Chimpanzees. *Child Development*. <https://doi.org/10.1111/cdev.12319>

- Tanaka, M. (2007). Recognition of pictorial representations by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Cognition*, 10, 169–179.

- Texier, P.-J., Porraz, G., Parkington, J., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., Miller, C., Tribolo, C., Cartwright, C., Coudenneau, A., Klein, R., et al. (2010). A Howiesons Poort tradition of engraving ostrich eggshell containers dated to 60,000 years ago at Diepkloof Rock Shelter, South Africa. *PNAS*, 107(14).

- Vandierendonck, A. (2021). On the utility of integrated speed-accuracy measures when speed-accuracy trade-off is present. *Journal of Cognition*, 4(1), 22.

- Wagemans, J., Feldman, J., Gepshtein, S., Kimchi, R., Pomerantz, J. R., Van der Helm, P. A., & Van Leeuwen, C. (2012). A century of Gestalt psychology in visual perception : II. Conceptual and theoretical foundations. *Psychological Bulletin*, 138(6), 1218.

Introduction

Contemporary humans produce drawings and fill out missing parts from partial schematics depictions, but the same behaviour has not been successfully prompted in great apes (Close & Call, 2015; Saito et al., 2014; Tanaka, 2007). Moreover, the human competence for non-representative symbolic productions is not new: there is evidence of symbolic engravings from *Homo erectus* dating back ~500.000 years, with many other prehistoric evidence at different periods and locations (Errico et al., 2018; Henshilwood et al., 2018; Joordens et al., 2015; Texier et al., 2010).

When tested for the perception of geometric regularities in quadrilaterals under the very same conditions, baboons and humans performed very differently. Only humans attend to geometric regularities such as parallels, right-angles or equal sides (Sablé-Meyer et al., 2021). We therefore previously suggested that some aspects of mental representation of geometric shapes may be unique to humans and may shed light on the emergence of geometric abilities and the human cognitive singularity (Dehaene et al., 2022).

The goal of the work presented here is to provide more evidence on the respective abilities of baboons and humans in tasks with geometric shapes, to better understand the emergence of symbolic behaviour. Are these geometric engraving uniquely human because of a lack of representational ability, which would indicate that this ability is evolutionarily recent? Or are there other factors at play, in which case we might be able to find evidence for some degree of symbolic representation in non-human primates?

In line with the Language of Thought (LoT) hypothesis, we commit to a specific «mental programming language» for geometric shapes. In this language, each program draws a shape. The program contains the instructions made of drawing primitives (like «straight line», or «curved line») and control primitives («repeat the instruction n times») combined recursively: a square, for example, is described as «repeat four times; 'draw a line then turn a right angle'».

We propose that, if geometric shapes are represented as programs, then there are properties of the program-like representation that should be transparent in behaviour. Specifically, we will show that the *length* of a program is a good proxy for the cognitive *complexity* of a shape. While a program generates a single shape, a given shape might have several programs: we additionally posit that humans use the *shortest* one, i.e. with the Minimal Description Length, or MDL. The thesis becomes: the MDL of a geometric shape is a predictor of the complexity of the mental representation of that shape. A full description of the model we use, its origin, and how it predicts complexity are available in (Sablé-Meyer et al., 2022) and (Sablé-Meyer et al., 2026).

We used stimuli derived from this model to probe the representational abilities of baboons (*Papio papio*) and probed how they fare on a test for the mental representations of geometric shapes under different time constraints. We directly compared their behaviour to humans.

We found that while the evidence for a LoT representation was much stronger in humans than in baboons, geometric regularity did

influence behaviour in both populations under some conditions. However, baboons did not choose to self-pace their responses with longer looking times, which might explain why there was only a very small effect of the LoT representation on their behaviour. Conversely, not only did humans self-pace their responses at longer looking times, but they adapted their looking times to the difficulty of a given trial in direct proportion to the predictions of the LoT model.

Experiment 1: Self-Paced Baboons

We first replicated, in baboons, the method previously used in human adults to validate our proposed language for shapes. We designed a training procedure to introduce the baboons to a self-paced match-to-sample task robust to changes in size and number of distractors. We confirmed their understanding of the task on a novel set of stimuli, before evaluating their performance on our geometric stimuli.

Participants

We tested 25 Guinea baboons (*Papio Papio*, 18 females, age range 1.5-23 years, mean 11) from the CNRS primate facility (Rousset-sur-Arc, France); see (Fagot & Bonté, 2010) for details. The baboon experiment received ethical approval from the French Ministry of Education (approval APAFIS 2717-2015111708173794 v3). Twelve baboons successfully learned the delayed match to sample task all the way to the geometric stimuli. Others were removed from this project at various stages of the learning process because they were not engaged enough, often due to poor performance leading to low reward rate.

Procedure and Stimuli

The task structure is shown in Fig. 1A. Each trial started with a waiting cue. When baboons were ready to start a trial, they touched this cue. Upon touching it, the target stimulus for this trial appeared centred on screen, on the bottom half of the screen. As soon as the target shape was touched, it disappeared. Then, we displayed the choice screen with up to six shapes. Stimuli were presented on a semi-circle centred on the target

“Are these geometric engraving uniquely human because of a lack of representational ability, which would indicate that this ability is evolutionarily recent?”

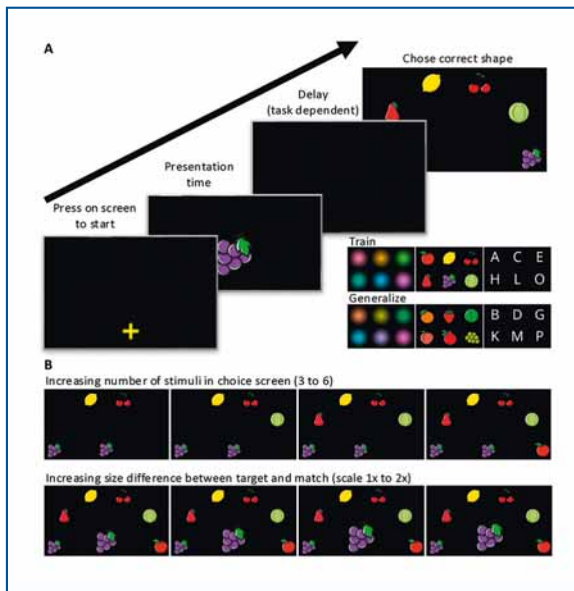


Figure 1: **A.** Training stimuli and procedure. Pressing the yellow cross started a trial and displayed a target, which disappeared when clicked or after a fixed delay depending on the condition. An empty screen of fixed duration (or no empty screen in Exp. 1; see method) followed, and finally the choice screen. The 36 stimuli used for training are displayed in the inset. **B.** Main training steps: first the number of distractors, and then the size of the target was slowly increased to make the task as close as possible to the human task. This display overlaps the target screen and the choice screen to make the size difference visible, but the two never appeared at the same time on screen.

shape in one of six possible locations equidistant from the centre.

Baboons were rewarded for clicking on the stimulus that was identical up to scaling to the target shape displayed previously. First, trials were presented in blocks with increasingly challenging trial types. There were eight training blocks with simple images, followed by one step with a different set of images to test for an understanding of the task, and finally the block with geometric shape trials. At the end of each block, behaviour was evaluated and baboons were moved to the next block when they reached 80% success on a given block.

Geometric shape stimuli were generated by enumerating geometric shapes from our language by increasing MDL, i.e. from simplest to more complex according to a program-like representation; see Fig. 2. We used all shapes from

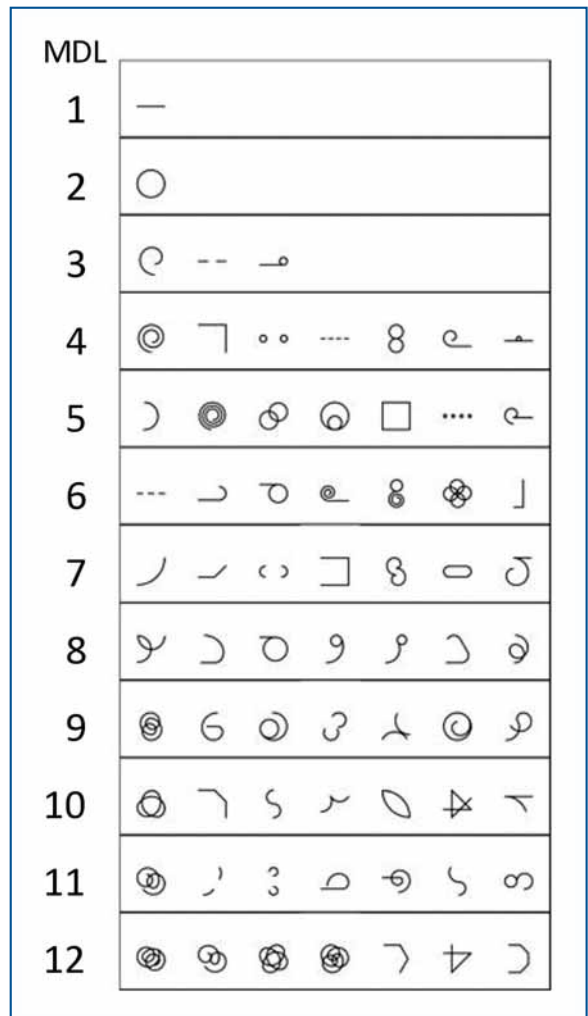


Figure 2: geometric stimuli used in our experiment, ranked by MDL.

MDL 1, 2 and 3 as there were few of them, and we randomly sampled 7 of them for MDLs 4 to 12. To make the task sufficiently difficult, the distractors in the main task either had similar gray levels (2 out of 5), similar representation according to a neural network (2 out of 5) or uniformly across all stimuli. To further block low-level matching strategies, the size of the target was twice that of the items in the choice screen—we gradually trained subjects to ignore size in several steps.

Training Scheme

Animals went through a series of training steps where the task became increasingly like the test task, starting with a simple version with a high reward rate even for poor performance in

order to encourage animals to keep trying. The steps ramped in difficulty along two successive dimensions. First, the sample was presented with two distractors (a total of three possible choice items, thus ensuring a reward rate of 33% even for random choice) and we added more distractors one by one until we reached the total of 5 distractors and therefore six items on the choice screen. Then we progressively increased the size of the target from a scaling of 100% to a scaling of 200% in a total of four steps (125%, 150%, 175%, 200%). By the end of the training procedure, the subjects should have understood the task, expected the target to be twice the size of the items to choose from, and known that they would have to look for the target within six possible shapes to choose from.

To confirm that baboons understood the structure of the task beyond the set of items used for training, we added a generalization step wherein all the stimuli were swapped with stimuli never seen before, but superficially like the training ones, before switching to the target geometric shapes.

Data analysis

We report results from the 12 subjects that completed the entire training regime and the geometry block. We collected several dependent variables: the «encoding time», which corresponds to the duration between the click on the yellow cross and the click on the target stimulus; the «choice time» which corresponds to the duration between the appearance of the choice stimuli and a click on one of them; and finally the identity of the chosen stimulus which we turn into a correct/incorrect dependent variable. Additionally, since animals might make different speed-accuracy trade-offs than humans, we estimated the LISAS score (Linear integrated speed-accuracy score). This metric integrates response time and accuracy in a single measure, and helps incorporating the speed-accuracy trade-off. The formula is

$$LISAS = RT_j + \frac{SRT}{SPE} \times PE_j, \text{ où } RT_j \text{ et } PE_j$$

the choice time and proportion of error in condition j , and SRT and SPE the overall standard deviations of choice time and proportion of error respectively (Vandierendonck, 2021).

Each trial was characterized by the target shape and the set of distractors: each target shape was coded as a factor which was used as

independent variables in some of our analyses. Additionally, each geometric stimulus possessed several properties, notably its MDL which we included as a numerical predictor in our analyses. Since we expected other strategies to be operative when performing a match-to-sample (for example, one can reject distractors based on their luminance alone) and these other strategies partially correlate with MDL, we also included numerical estimates of the visual properties that support these strategies as additional regressors in some of our analysis. To control for low-level visual properties, we computed and used as regressors the luminance (Grey) and spatial frequency (Spat. Freq.) of each shape. Additionally, to take into account other visual properties of shapes which may correlate with MDL, but ultimately are not as fine-grained as our proposition, we manually counted and included as regressors the number of extremities (Nex), intersections where two lines meet (singularities, variable Ni2), intersections where three lines meet (Ni3), intersections where four or more lines meet (Ni4+); we also included topological properties such as connectedness (number of disconnected parts, or Ndis), and finally the presence of a closed shape or not (closure) (Chen, 1982; Roelfsema & Singer, 1998; Wagemans et al., 2012).

Results

Training and Generalization

Baboons successfully learned the task and had better than chance performance as early as the first block in all training steps (t-test against chance level, $p < .001$). Baboons also generalized immediately to new stimuli, since their performance was better than chance on the first block of the «generalizing» step (average success = .61, chance = .167). Since blocks contained several repetitions of the same target stimulus, we also looked at the average success rate for the first presentation of each stimulus. Again, performance was better than chance (mean success rate = .43, 95% CI [0.35, 0.50], $t(11) = 8.02$, $p < .001$).

Baboons did not take significantly longer to reach the success criterion for the generalization step than for the previous training step: the mean number of trials for the last step before generalization was 1368, SEM = 240.52, min = 216, max = 6480, while for the generalization step it was 1971 (SEM = 574.59, min = 216, max = 6480;

paired t-test on the number of trials, two tailed: difference is -603.00, 95% CI [-1,923.40; 717.40], $t(11) = -1.01$, $p = .336$).

Geometric shapes

Baboons were significantly better than chance as early as the first geometric-shape block (average success rate .46, 95% CI [0.42, 0.51], $t(11) = 15.50$, $p < .001$). Although all animals eventually reached the 80% target accuracy, it took baboons significantly longer to reach that criterion in the geometry condition than it did for the generalizing step (number of trials: mean 3337.67, SEM = 530.47, min = 476, max = 6528; paired t-test on the number of trials, two-tailed: -1,366.67, 95% CI [-2,265.01, -468.32], $t(11) = -3.35$, $p = .006$).

We next turned to analysing the baboons' performance across shapes during the geometric shape period. Our first observation was that encoding time was not a meaningful metric in this experiment: the baboons used very short "encoding time," averaging at 193ms (distribution of the subject's means: SEM = 18.58ms, min = 126.00ms, max = 319.60ms). This duration was not modulated by the target shape: we conducted a one-way between subjects ANOVA to compare the effect of shape on encoding time and found no significant effect [$F(67, 737) = 1.07$, $p = .334$]. These observations suggest that the animals touched the sample as fast as possible to make it disappear and move to the choice screen. Indeed, since the starting cross and the target stimulus were in the same position, it was possible to "double-click" the screen fast to move on to the choice screen while briefly seeing the target stimulus. Contrary to humans, baboons did not modulate their actions to vary the duration of the target display according to the complexity of the item on display, making no use of the possibility to look at some shapes longer than others, or in fact to look for long at any shape at all. For this experiment we did not analyse this dependent measure further, and this motivates our design changes for exp. 2.

Direct comparison with human data is made complicated by the fact that (1) baboons did not self-pace the encoding time, preventing us from modelling that dependent variable, and (2) the two populations made different speed-accuracy trade-offs. Comparing to previously collected data in a human self-pace condition with the same

task (Sablé-Meyer et al., 2022), the accuracy of the human group was virtually perfect: the average success was 99%, SEM = .12%; 34.9% of the participants made no mistake at all, yielding no variance to explain. On the other hand, their choice time was comparatively slower, with an average choice time of $1.52 \pm .03$ s in humans compared to $1.11 \pm .05$ s in baboons (two-sample t-test, $p < .001$).

Because of such differences, and to combine the information about both choice time and accuracy in the same manner in both populations, we unified these dependent measures by using an

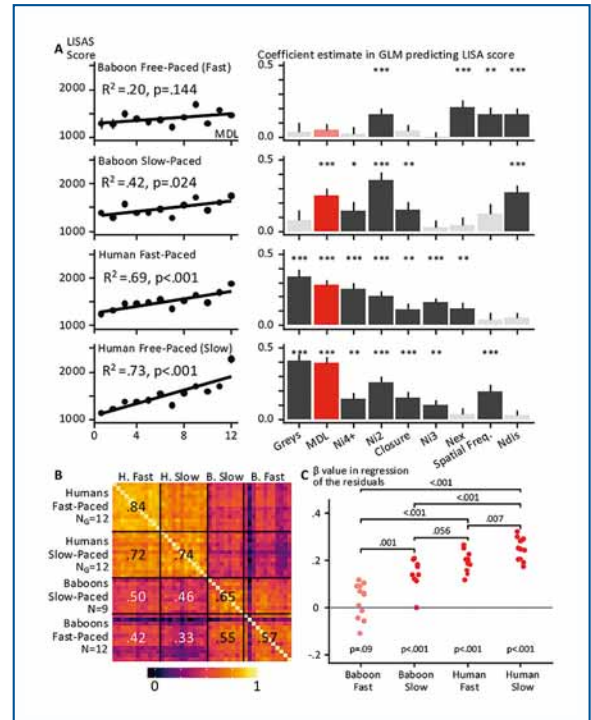


Figure 3: A. Simple regression and GLM for our four conditions: two populations (humans and baboons) and two speed conditions (slow-paced, fast-paced). We regress the LISAS scores; the simple regression is against the MDL, and the GLM against all of the regressors identified previously. **B.** Correlation coefficients across 68 shapes for each baboon, in both conditions, and against each human group in both conditions. Values inside indicate the average correlation coefficient inside a particular cell ignoring the diagonal, which corresponds to the average correlation between the corresponding populations and conditions. **C.** Coefficients in a simple regression of the LISAS score against the MDL and all of the other regressors. Statistics from pairwise t-test between each population and condition.

integrated measure of speed and accuracy, the LISAS score. There was one LISAS score per participant and shape. This is our main dependent measure, which we correlate with the MDL both in a simple linear model and in a Generalized Linear Model (GLM) with our confounding regressors as shown in Fig. 3A, top row. Both a simple linear model with MDL and an intercept as predictors ($F(1,10)=2.51$, $p=.14$, $R^2=.20$) and a mixed-effect GLM indicated that MDL was not a significant predictor of baboon behaviour at the $p < .05$ level. Therefore, in this experiment we find no evidence for LoT-like representations in baboons.

Experiment 2: Slow-Paced Baboons

The results of experiment 1 showed that baboon behaviour, unlike humans, was at best weakly influenced by geometric complexity as measured by MDL. However, since baboons did not look at complex shapes longer than simple shapes, they might not have had time to encode them properly, which would bias the behaviour in favour of low-level perceptual strategies that can be computed with a quick glance. To correct for this and provide a more direct comparison with humans, we decided to replicate the experiment with longer fixed, subject-independent looking times and wait times, set to the average of the human condition in the self-paced condition. The hope was that this manipulation would provide baboons with enough time to encode a richer representation of the target shape and use it in the choice period. We could then examine if, under those slower conditions, their behaviour would be more correlated with the shapes' MDL.

The population and stimuli were entirely identical; the procedure was changed to include a display time and a waiting time of 1000ms each. To teach these delays, 12 additional training steps were included which slowly increased first the display duration from 200ms to 1000ms, then the delay duration from 0ms to 1000ms.

Results

The baboons had to relearn the first step of the training (200ms presentation duration, 0ms delay to match), and then very quickly moved through the successive steps where we increased target duration and delay duration (the median number of blocks required to move to the next step was 2 for all of these steps except the first

one). The animals then learned the next steps very similarly to experiment 1.

On the geometric test trials, the average performance across shapes was very comparable to experiment 1: after filtering for blocks with over 70% correct as before, the Pearson coefficient between the two experiments was $r=.90$. Choice times were also very similar (distribution of average choice time across shapes: mean=1197ms, SEM=20.65, min= 755.60, max=1544.50; Pearson correlation across shapes between experiments: $r=.81$).

Despite this overwhelming similarity in behaviour, observed differences were not just due to erratic behaviour and we could capture the differences with our models. In this experiment, the LISAS score was correlated with MDL in a simple linear model (LISAS score: $F(1,10)=7.10$, $p=.024$, $R^2=.42$; shown in Fig. 3A, 2nd row). MDL also predicted the LISAS score in a mixed-effect GLM with other predictors as described above (coefficient associated to the MDL term estimated as .25, 95% CI [0.15,0.35], $p < .001$ in a one sample t-test against 0). MDL was not the sole predictor of baboons' LISAS score, since the number of 2- and 4- way intersections, the shape's closure, and the number of disjointed parts were also significant predictors.

Experiment 3: Humans, Fast-Paced

Increasing the target encoding time changed baboons' behaviour. In particular, the LISAS score of baboons in the slow-paced condition started correlating with the shapes' MDL, a result previously found only in humans (Sablé-Meyer et al., 2022). This finding led us to wonder whether, conversely, with very short encoding times, humans would lose their correlation with MDL and revert to a baboon-like behaviour.

To answer this question, we collected data in human participants while the display and delay durations were fixed to short duration instead of self-paced. Together with our prior human data in the self-paced condition (Sablé-Meyer et al., 2022), this experiment provided us with a 2x2 design matrix crossing pace (fast or slow) with species (humans versus baboons) – with the only difference that the slow-paced condition in humans was self-paced, with a delay that varied across shapes, while it was the fast condition that was self-paced in baboons.

Participants

We recruited 560 participants online for this experiment. Demographics were self-reported. The average age was 37.7 years old ($SD=19.1$; 1st quartile 28, 3rd quartile 45). The sample comprised 130 females, 408 males, and 22 who did not identify as either.

Following our criteria for filtering participants from previous work (Sablé-Meyer et al., 2022), we removed participants that were on average 3 standard deviation above the average for the choice time across participants. Similarly, for each shape, we removed the responses that were 3 standard deviation above the average. We did not filter on accuracy. We computed these statistics separately and on the entire dataset: some datapoints were marked as outliers for both criteria. Overall, 4 participants were removed from the analysis, and 1.85% of the data points were removed.

Procedure, stimuli and training scheme

To test the behaviour of humans under time pressure when performing this task, this new group of participants was tested with a fixed display duration of 100ms. We also removed the waiting duration entirely, to mimic the overall structure of our experiment 1. Participants received explicit instructions to find the shape matching the target, and took the same training steps as the baboons, in the same order but accelerated. Any success at a given training step moved them to the next step; otherwise that step was repeated. The trials started with a yellow empty circle encompassing where the target would appear, instead of a yellow cross. The stimuli were identical to those used in exp. 2.

To compare individual baboons, who went through many repetitions per individual and condition, with humans who only received a single trial per condition, we created pseudo-participants by pooling participants together and match the number of non-human primate subjects. We sorted the participants' ID by lexicographic order and assigned them to groups 1 to 12 based on the ID rank in an interleaved fashion (1st ID goes to group 1, 2nd to 2, etc., 12th to group 12, 13th to group 1, 14th to group 2, etc. until the last participant). This ensured a systematic but randomized pooling of participants and created as many pseudo-participants as we have subjects in experiment 1. This also allowed us

to estimate a LISAS score in humans – otherwise, since each participant performed a single trial per shape, the second term of the LISAS estimate would either be multiplied by 0 or 1 as we could not reliably estimate the error rate of a single geometric stimulus.

Then, when we performed direct comparisons between each individual baboon and other baboons or humans, instead of reporting the results of individual human participants, we compared baboons to each human *group*, treating it as an individual pseudo-participant. In these analyses, we lose the ability to model inter-individual differences between humans, but this makes direct comparison between the different conditions more straightforward. We applied the same procedure to the data from our previously published human slow-paced condition (Sablé-Meyer et al., 2022).

Results

The average number of trials required per training step was 1.4 ($SEM=.016$ across participants): participants did not have any trouble understanding the task and performing the fast-paced match-to-sample task. Overall accuracy for the test period was 96.3%, $SEM=0.27$. 22.8% of the participants made no mistake at all, and 481 out of 556 participants made fewer than 5 mistakes during the testing period. Despite this high success rate, the performance is slightly below those of the human self-pace condition: since normality cannot be assumed with so many participants with perfect performance, we performed a Wilcoxon rank sum test and found a significant difference $W=42986$, $p < .001$.

Next, we modelled the behaviour with geometric shapes. The MDL significantly predicted LISAS scores in a simple linear regression ($F(1,10)=21.76$, $p < .001$, $R^2=.69$; Fig. 3A). The MDL also predicted the LISAS score in a mixed-effect GLM with other predictors like the one described above (coefficient associated to the MDL term estimated as .28, 95% CI [0.21,0.35], $p < .001$). In this regression, MDL was the second-best predictor, after gray levels (i.e. luminance; see figure 3A, 3rd panel).

Overall Results

Fig. 3A aggregates the results of simple linear regressions and full GLM on the LISAS score within each condition. In both populations, the

fast-paced condition elicited a significantly weaker MDL effect on behaviour, suggesting that the mental operations required for estimating a shape's mental program require some time and effort.

Fig. 3B compares conditions and shows the correlation matrix between the LISAS of each individual baboon and human group, across the 68 shapes, separately for the two conditions (fast and slow pace). The behaviour of any two baboons in those two conditions was more correlated with one another than with humans in either condition. Likewise, the behaviour of any two humans in those two conditions was more correlated with one another than with the baboons in either condition. Thus, in our geometry task, baboons differed from humans, regardless of task conditions (Fig. 3B). Nevertheless, forcing humans to encode the shape in 100ms made their behaviour more correlated with the baboons' in either condition than when humans took the self-paced condition.

To measure the extent to which humans are more correlated with baboons in the fast condition than in the slow condition, we performed a non-parametric test: since different cells in the correlation matrix are not independent, we performed a bootstrap analysis by shuffling the scores of each shape for each (pseudo)-subject. This estimates the empirical null distribution of the average difference in correlation between humans in one condition and baboons in both conditions. We sampled 1,000 such shuffled correlation matrices and found that the true difference was greater than the difference in every single shuffle. This puts an upper bound on the p-value and indicates that the average correlation between data from the fast-paced human group and data from baboons is significantly higher than the correlation with data from the self-paced human group ($p < .001$).

To test more specific predictions, we report in Fig. 3C a regression of MDL with the residuals of a GLM including the confounding regressors but not the MDL. To estimate this, we first ran, separately for each participant, a GLM with all the z-scored predictors from our mixed-effect GLMs except for MDL. We then extracted the residuals from that fitted model and, separately for each participant, performed a simple linear regression with the z-scored MDL as only predic-

tor. We extracted the estimated coefficient for each participant, which we report.

First, by comparing those values against 0, we again found a significant effect of the shape's MDL in both human conditions, but also in the slow-paced baboon data (see Fig. 3A). We also performed pair-wise comparisons between populations (two-sample t-test, statistics reported on Fig. 3C). We found a significant difference between the fast-paced baboon and the fast-paced humans condition and a significant difference between the slow-paced baboon condition and the self-paced human condition: in both cases, the magnitude of the MDL predictor was significantly higher in humans. However, while there was a trend for the slow-paced baboon condition to exhibit smaller MDL correlation weights than in the fast-paced human condition, it was not significant at the $p < .05$ level, and appeared driven by a single individual.

To separate the effect of population and encoding duration on the effect of MDL, we conducted a two-way ANOVA with species (humans or baboons) and pace (slow or fast) as between-subject predictors of the coefficients of the MDL predictor in the regression against the residuals from other regressors. We found a large main effect of species ($F_{1,41} = 60.8$, $\eta^2_G = 0.60$, $p < 0.001$) and a significant main effect of encoding duration ($F_{1,41} = 23.1$, $\eta^2_G = 0.36$, $p < 0.001$), but no significant interaction ($F_{1,41} = 2.8$, $\eta^2_G = 0.063$, $p < 0.10$).

Overall, those results indicate that baboons were less correlated with MDL than humans. In both cases, a slower pace of shape presentation boosted the correlation with MDL, but there is no interaction between these two factors. Note that the explained variance (η^2_G), an estimation of the proportion of variance explained by a factor in ANOVAs (Olejnik & Algina, 2003)) was much higher for the species factor than for the encoding duration factor.

Discussion and Conclusion

Across experiments, we found that a model of human geometric-shape representation also accounts for some variance in baboons' behaviour on a comparable task. Indeed, when baboons perform a delayed match to sample task, with presentation duration set to one second and geometric shapes sampled from a generative language for geometric shapes, their pattern of performance on a given shape was slightly but signi-

ificantly predicted by the length of the shortest program that generated that shape. This effect of the length of the shortest program was modulated by the viewing time of the target shape before matching: when participants looked longer at the target shape, their behaviour correlated more strongly with the MDL predictor.

We also found several interesting differences between species. First, the effect of the MDL was significantly weaker in baboons overall, to the point of being non-significant in the self-paced condition. Second, the two populations self-paced in opposite directions: whereas baboons self-paced equally fast with all shapes (and overall responded very fast), humans look longer at shapes with higher MDL. This is why, to make the two populations more comparable, we slowed down the presentation pace in baboons while we sped it up in humans.

When given unrestricted time to study shapes, humans slowed down to observe geometrically complex shapes longer: a rational, metacognitive strategy that improved memory and led participants in the self-paced condition to outperform even the already highly accurate fast-paced human group. Their selective allocation of viewing time indicates an introspective sensitivity to shape complexity (Sablé-Meyer et al., 2021). In contrast, baboons did not use the self-paced ability to extend study time for complex shapes, suggesting different task-related trade-offs between species. This difference may stem from several, not mutually exclusive factors: baboons could be more impulsive or show reduced metacognitive or inhibitory control, though evidence suggests they perform well on metacognitive monitoring and task control (Loyant et al., 2025; Malassis et al., 2015); alternatively, their cognitive control systems may lack introspective access to shape complexity, meaning complexity influences their behaviour but not in a way they anticipate.

While baboons showed a weak effect of MDL, this limitation must be interpreted in light of our use of a human-inspired LoT for geometric shapes. While this parameter-free model is advantageous for validation in humans, its primitives—chosen to capture the basic shapes humans produce—may not suit non-human primates. Prior work on LoT models shows that even within humans, the optimal set of primitives

varies with age, education, and learning (Amalric et al., 2017), and flexible frameworks that allow selecting among multiple languages or acquiring new primitives over time often better capture behavior (Piantadosi et al., 2012; Piantadosi et al., 2016; Rule et al., 2020). Lacking primate-produced shapes to guide language design, a human-based proposal is a reasonable starting point, but future research should explore alternative languages better tailored to non-human primates by searching both the space of programs and the space of languages, and by repeating the paradigm with shapes sampled from multiple competing LoT proposals.

A longer discussion of these results, together with comparisons with other theories of shape perception and comparison with previous results, is available in (Sablé-Meyer et al., 2026).

Conclusion. In this work, we present evidence that a rudimentary Language-of-Thought representation of geometric shapes may exist in baboons, though the effect is weaker than in humans and modulated by encoding duration in both species. Unlike humans, baboons do not self-pace in ways that improve LoT-based predictability and instead tend to respond as quickly as possible unless forced to wait, suggesting that accessing or deploying a LoT strategy may be more costly for them, that their inhibitory control is reduced, or that their LoT differs from the one we tested. Overall, our results indicate that some of the mental representations previously proposed for humans may be partially present in non-human primates, raising the question of why humans naturally generate geometric pictorial productions whereas baboons do not. Beyond offering a rich comparative dataset, our findings also replicate the strong influence of Minimum Description Length on human behaviour—even under tight time constraints—and by detecting rudimentary traces of this effect in baboons, they may help illuminate the evolutionary roots of symbolic behaviour in humans.

Acknowledgements

I would like to thank the Fondation FYSSEN for funding my postdoctoral years. I am also deeply grateful to the two main collaborators on this project, Stanislas Dehaene and Joel Fagot, and to acknowledge their respective sources of support: INSERM, CEA, CNRS, Collège de France, and a grant from the European Research

Council for S.D., as well as ANR-11-LABX-0036 and ANR-16-CONV-0002 for J.F. I also wish to thank Tim Behrens, his team, and the entire Sainsbury Wellcome Centre for their advice, infrastructure, and constant intellectual stimulation during my postdoctoral fellowship.

Finally, I am grateful to Kristian Tylén and Izzy Wisher for organizing a workshop at Cognitive Science Society (CogSci), and for editing a special issue of the journal *Topics in Cognitive Science* (TopiCS), in which a full version of the work presented here appeared.



Le Langage de la Pensée est à l'origine de notre capacité à mémoriser les séquences temporelles structurées

Fosca AL ROUMI

*Directrice scientifique du centre MEG de NeuroSpin,
UNICOG, NeuroSpin, CEA Saclay*

Travail mené en collaboration avec Elyès Tabbane, Stanislas Dehaene,

Santiago Figueira, Lucas Benjamin.

Résumé

Les êtres humains sont capables de saisir rapidement les règles sous-jacentes à une séquence complexe d'événements. Cet article s'intéresse aux mécanismes cognitifs mis en jeu lors de ce traitement. Pour ce faire, nous étudions le code mental utilisé pour retenir des séquences d'items en mémoire. Nos travaux montrent que, loin de se contenter de mémoriser chaque item de la séquence séparément, notre cerveau identifie et utilise les règles sous-jacentes aux séquences pour les mémoriser sous forme d'un code compressé.

Nous formalisons cette capacité grâce au concept de « Langage de la Pensée » ordinal, qui met l'accent sur l'ordre abstrait des événements. Les résultats comportementaux et d'imagerie montrent que l'encodage de ces séquences se fait par la création de programmes mentaux très concis. Par ailleurs, une analyse par décodage des signaux cérébraux confirme que le cerveau utilise bien une information ordinale et abstraite lors de la mise en mémoire de ces séquences.

Mots-clés :

Mémoire de Travail, Compression, Langage de la Pensée, Représentation de la Structure

An ordinal Language of Thought supports human memory for regular sequences

Abstract

Our daily lives rely on recognizing complex patterns unfolding over time. This article explores the cognitive mechanisms that allow humans to discover the hidden structures within these sequences. We used behavior and neuroimaging to study how individuals learn to memorize series of events. We demonstrate that the human brain functions less like a passive tape recorder and more like an active scientist. Instead of merely memorizing data, we naturally seek out the simplest underlying rules and hierarchies to compress information efficiently. Specifically, we modeled this ability using a new Language of Thought (LoT) framework focused on ordinal structure—the abstract order of events. Behavioral and brain imaging results show that the brain encodes these sequences by generating compact mental programs, where difficulty is determined by the length of the mental programs rather than the total number of items. Furthermore, time-resolved decoding confirms the usage of abstract ordinal information when storing these sequences in memory.

Keywords:

Working memory, Compression, Language of Thought, Structure representation, Sequence Replay

Introduction

Considérons la séquence AA.BB.CC. AA.BB.CC. Mémoriser douze lettres dépasse les limites habituelles de la mémoire de travail. Pourtant, les humains peuvent facilement retenir de tels fragments de musique, même après une seule présentation, en s'appuyant sur leur structure temporelle. Comment pouvons-nous saisir spontanément la structure de notre environnement malgré les limites apparentes de la mémoire humaine ? Nous émettons l'hypothèse que la capacité humaine à encoder efficacement les structures séquentielles repose sur la faculté de les compresser, en utilisant la récursion et l'emboîtement hiérarchique. Cette capacité est nécessaire au langage humain, à la musique et aux mathématiques, et reste jusqu'à présent inégalée chez les autres espèces (Hauser et al., 2002). Chez l'humain, des études comportementales antérieures sur l'apprentissage de règles ou de concepts ont montré que l'efficacité de l'apprentissage dépend principalement de la simplicité de la règle plutôt que de la longueur de la séquence (Feldman, 2000, 2003).

Dans le présent travail, nous avons formalisé cette hypothèse au moyen du cadre du « Langage de la Pensée » (LoT, *Language of Thought* en anglais), qui suggère qu'un petit ensemble de règles simples, appelées primitives, peuvent être combinées pour former des représentations compactes de concepts complexes (Chater & Vitányi, 2003 ; Fodor, 1975 ; Leeuwenberg, 1969 ; Restle, 1970). Pour une séquence donnée, l'hypothèse du Langage de la Pensée stipule que le cerveau conserve en mémoire un agencement de primitives plutôt que chaque item individuel.

Des recherches antérieures ont systématiquement démontré l'utilité d'un Langage de la Pensée géométrique pour expliquer à la fois les performances comportementales et l'activité cérébrale observées lorsque les participants encodent des séquences visuo-spatiales (Al Roumi et al., 2021 ; Amalric et al., 2017 ; Wang et al., 2019). Ce cadre conceptuel, utilisant des primitives fondamentales telles que la répétition et le changement, a également été appliqué avec succès pour modéliser la mémoire humaine pour des séquences auditives binaires simples, comme en témoignent les données comportementales (Planton et al., 2021) et les études de neuroimagerie utilisant la MEG et l'IRMf (Al Roumi et al., 2023).

Cependant, pour décrire des structures plus complexes impliquant plus de deux états distincts (par exemple, des séquences avec A, B et C), la simple primitive de « changement » est insuffisante, car elle ne pouvait pas spécifier l'état cible (c'est-à-dire si le passage de l'état A conduit à B ou à C). Pour combler cette lacune descriptive et capturer efficacement des structures temporelles plus riches, nous avons introduit un nouvel ensemble de primitives. Ces nouvelles primitives opèrent spécifiquement sur la structure ordinale temporelle des séquences, permettant une description compacte de séquences telles que AABBBCCAABBCC, simplement sous la forme : « répéter deux fois : 3 paires d'items ».

Dans la présente étude, nous avons considéré un ensemble de 9 séquences visuo-spatiales de 12 items spécifiquement conçues pour sonder le code mental de la structure ordinale temporelle. Contrairement aux études précédentes (Al Roumi et al., 2021 ; Amalric et al., 2017 ; Wang et al., 2019), les positions spatiales sont traitées comme équivalentes (voir Figure 1C), en ignorant délibérément l'influence des régularités géométriques sur la performance d'encodage. Pour capturer les régularités temporelles, nous avons adapté le modèle de Langage de la Pensée des régularités géométriques à des séquences d'items codés sur la base de leurs positions ordinales relatives (Botvinick & Watanabe, 2007).

Nous avons mené deux expériences distinctes pour étudier la pertinence comportementale et les mécanismes neuraux sous-jacents de ce nouveau modèle de Langage de la Pensée : une expérience comportementale en ligne avec 96 participants et une expérience de magnéto-encéphalographie (MEG, voir Matériel et Méthodes) avec 30 participants. Au cours de ces expériences, les sujets ont effectué une série d'essais où ils observaient une séquence de 12 points flashés sur les sommets d'un hexagone. Après un intervalle de rétention (1,5 seconde pour l'expérience en ligne et 6 secondes pour l'expérience MEG), les participants devaient reproduire la séquence. En fonction de leur performance, ils recevaient un feedback sur leur précision après chaque essai. Nous avons conçu les neuf séquences de 12 items de telle sorte que six d'entre elles soient structurées à l'aide de la primitive de répétition. Celles-ci incluent des séquences avec des répétitions locales de paires

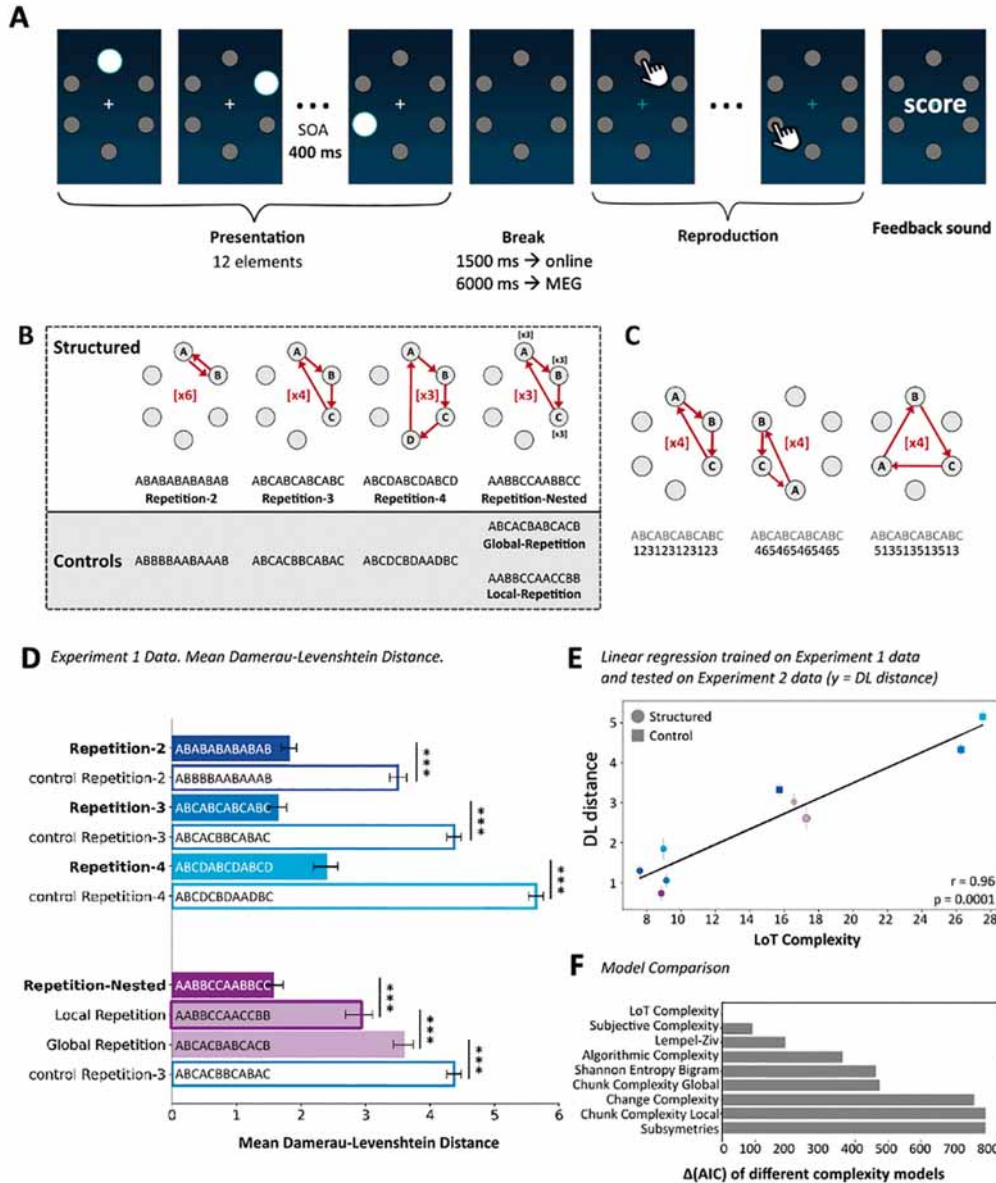


Figure 1. Paradigme expérimental et résultats comportementaux. A) Déroulement d'un essai. On présentait aux participants une séquence de 12 positions spatiales sur les sommets d'un hexagone et on leur demandait de la reproduire après une période de maintien. Un feedback sur la précision de leur reproduction leur était ensuite fourni. (B) Ensemble des séquences testées. Six séquences utilisaient la primitive de répétition : répétitions locales (*Repetition-2*), triplets (*Repetition-3*) ou quadruplets (*Repetition-4*), et leurs contrôles (*Control Repetition-2/3/4*). Trois séquences testaient les opérations d'emboîtement : *Repetition Nested* (répétitions locales et globales) ; *Local Repetition* (répétition locale préservée, répétition globale rompue) ; et *Global Repetition* (répétition globale préservée, répétition locale rompue). (C) Une structure de séquence donnée pouvait impliquer n'importe laquelle des 6 positions spatiales. (D) Comparaison de la performance des participants pour les séquences structurées et de contrôle, évaluée par la distance de Damerau-Levenshtein. (E) Performance des participants modélisée comme une fonction linéaire de la complexité-LoT. (F) Comparaison des modèles évaluée par le critère d'information d'Akaike (AIC). Plus l'AIC est petit, meilleur est le modèle.

(*Repetition-2*), de triplets (*Repetition-3*) ou de quadruplets (*Repetition-4*) et leur contrôle associé (*Control Repetition 2/3 & 4*) (voir Figure 1). Pour tester les opérations d'emboîtement, nous avons également introduit des séquences avec des répétitions locales et globales (*Repetition nested* – 3 positions spatiales sont répétées deux fois, et ce segment entier de 6 items est lui-même répété). Nous avons comparé cela à des séquences où seule la répétition locale était conservée tout en rompant la répétition globale (*Local Repetition*) et à des séquences où seule la répétition globale était conservée tout en rompant la répétition locale (*Global Repetition*).

Les résultats comportementaux démontrent que notre modèle de Langage de la Pensée mis à jour non seulement capture avec précision la performance des participants, mais surpasse également les modèles concurrents de complexité de séquence. De plus, notre modèle s'ajuste avec succès à la fois à la performance globale et à des marqueurs comportementaux plus fins, tels que la manière dont les participants segmentent les séquences en blocs significatifs. Ensuite, nous présentons les résultats de l'expérience MEG, qui caractérise les signatures cérébrales associées à la complexité des séquences (indiquée par la complexité-LoT). Nous apportons la preuve que le cerveau humain utilise les représentations du modèle de Langage de la Pensée ordinal pour encoder ces séquences structurées temporellement. Enfin, nous présentons des résultats préliminaires sur l'hypothèse selon laquelle les cellules de lieu (*place cells*) et de grille (*grid cells*) de l'hippocampe – structures traditionnellement liées à la navigation spatiale – sont réutilisées pour représenter des connaissances abstraites et non spatiales (Constantinescu et al., 2016). Plus précisément, nous examinerons le *sequence replay*, un processus neural rapide observé chez les rongeurs et les humains. Nous faisons l'hypothèse qu'il participe à la réorganisation de l'expérience sur la base de règles apprises plutôt que de sa simple récapitulation (Foster & Wilson, 2006 ; Hafting et al., 2005 ; Kurth-Nelson et al., 2016 ; Liu et al., 2019).

Nous chercherons à déterminer si ce mécanisme reflète un changement de représentations, passant d'informations visuelles de bas niveau à des informations structurelles de plus haut niveau.

Matériel et Méthodes

Expérience comportementale : Participants et protocole expérimental

Les données ont été recueillies en ligne auprès de 96 participants qui ont effectué une tâche de reproduction de séquence sur smartphone. L'interface visuelle consistait en six cercles disposés en hexagone. À chaque essai, une séquence de 12 items était présentée par des points clignotants (durée 200 ms, SOA 400 ms).

Procédure

Après un intervalle de rétention de 1500 ms, les participants reproduisaient la séquence en cliquant sur les emplacements correspondants. Un feedback immédiat était fourni : des points étaient gagnés pour des reproductions parfaites ou quasi parfaites.

Stimuli

L'expérience a utilisé neuf séquences spécifiques : six séquences structurées reposant sur des primitives de répétition (par exemple, répétitions de paires, triplets, quadruplets et structures emboîtées) et trois séquences de contrôle utilisant les mêmes éléments mais dépourvues de régularité temporelle.

Analyse des données et modélisation

La performance a été mesurée à l'aide de la distance de Damerau-Levenshtein (DL), qui calcule le nombre minimum d'opérations (insertion, suppression, substitution, transposition) nécessaires pour transformer la réponse du participant en la séquence cible. Les comparaisons statistiques entre les conditions structurées et de contrôle ont utilisé des tests de rangs signés de Wilcoxon.

Pour expliquer la performance, le Langage de la Pensée suppose que le cerveau encode les séquences en identifiant la « Longueur de Description Minimale » (*Minimal Description Length*) – le programme informatique le plus court

capable de générer la séquence à l'aide de primitives spécifiques : *Move&Play* (permettant de passer d'une position ordinal à une autre) et *Repeat* (permettant de répéter un programme). Les poids ont été déterminés en optimisant les fonctions de coût théoriques pour s'ajuster au mieux à la performance des participants, spécifique→ment en minimisant le critère d'information d'Akaike (AIC).

Baseline : Utilisation de poids fixes dérivés d'études antérieures $W_{\text{Repeat}} = 1$, $W_{\text{Move\&Play}} = 2$

Model 1 : $W_{\text{Repeat}} = \beta \log_2(n)$, $W_{\text{Move\&Play}} = 1 + \alpha n$

Model 2 : Similaire au *Model 1* mais avec l'ajout d'une constante à l'origine pour le coût de répétition.

En utilisant une recherche par descente de gradient sur les données de l'Expérience 1, le Modèle 1 a fourni le meilleur ajustement. Les paramètres finaux optimisés étaient $\alpha = 1.14$ and $\beta = 1.29$, lesquels ont été validés avec succès sur un jeu de données séparé pour garantir la généralisabilité.

Statistiques

Les étoiles sur les figures indiquent la significativité statistique des comparaisons, déterminée par le test t de Student. Ce test est une statistique inférentielle qui évalue si la différence entre les moyennes de deux groupes est probablement due au hasard. Le nombre d'étoiles correspond à la valeur p, qui mesure cette probabilité : $p < 0,05$ (*), $p < 0,001$ (**), $p < 0,0001$ (***) . Une valeur p plus petite (plus d'étoiles) dénote une différence plus significative.

La performance des modèles a été évaluée avec le critère d'information d'Akaike (AIC). Il s'agit d'une mesure statistique utilisée pour comparer la qualité de plusieurs modèles statistiques concurrents pour un ensemble de données donné, en estimant le compromis entre la qualité de l'ajustement du modèle et sa complexité (nombre de paramètres).

Expérience MEG - Stimuli et protocole expérimental

L'expérience MEG a été réalisée sur 30 participants. Nous avons utilisé les mêmes séquences que dans l'étude comportementale. La session

expérimentale était divisée en neuf blocs, chaque bloc étant dédié à un seul type de séquence. Chaque bloc consistait en 30 essais (2 x 15 essais) illustrant le type de séquence spécifique mais utilisant des positions spatiales différentes pour chaque instance. Une période de repos d'une minute était intercalée tous les 15 essais.

Structure des essais et procédure

Chaque essai commençait par la présentation d'une séquence de 12 items. Les stimuli visuels étaient présentés pendant une durée de 100 ms avec une asynchronie d'apparition du stimulus (SOA) de 400 ms. Après la présentation de la séquence, les participants entraient dans une phase de maintien de 6000 ms durant laquelle ils devaient garder la séquence en mémoire de travail.

À la fin de la fenêtre de maintien, le point de fixation central devenait bleu, servant de signal au participant pour reproduire activement la séquence à l'aide d'un dispositif de saisie manuelle. Immédiatement après la réponse, un score de feedback s'affichait à l'écran, accompagné d'un signal sonore indiquant si la reproduction était réussie.

Acquisition et prétraitement MEG

La magnétoencéphalographie (MEG) est une technique d'imagerie cérébrale non invasive. Elle mesure les infimes champs magnétiques générés lorsque des groupes de neurones communiquent. Ces signaux magnétiques sont extrêmement faibles, c'est pourquoi les capteurs MEG sont très sensibles et placés près de la tête. Ces capteurs sont refroidis à des températures très basses pour augmenter leur sensibilité. Grâce à sa très haute précision temporelle, la MEG fournit la chronologie du déroulement des représentations mentales dans le cerveau humain. Le crâne ne déformant pas les champs magnétiques (contrairement aux champs électriques), la MEG permet une reconstruction précise de l'origine des signaux cérébraux. L'expérience s'est déroulée dans une pièce spéciale qui bloque les bruits électromagnétiques externes. Pendant que les participants étaient confortablement assis, nous avons mesuré leur activité cérébrale à l'aide de la MEG. Le système disposait de 306 capteurs couvrant l'ensemble de la tête. Les signaux cérébraux ont été enregistrés 1000 fois par seconde, puis réduits à 250 fois par seconde pour l'analyse.

Nous avons également enregistré les mouvements oculaires et les battements cardiaques pour identifier et supprimer leur influence sur les données.

Évaluation statistique

Le test de permutation basé sur des clusters spatio-temporels est conçu pour trouver des motifs fiables dans des données qui changent dans l'espace et le temps. Au lieu de tester chaque minuscule point de données, il regroupe les effets adjacents et forts en un seul cluster. Il vérifie ensuite si l'ensemble de ce cluster est significatif en le comparant à des résultats issus de données mélangées de manière aléatoire (permutations).

Analyses de décodage multivarié

Une illustration de cette méthode est fournie dans la Figure 3, panneau A.

Imaginez que l'on montre à quelqu'un une image très brève tout en enregistrant son activité cérébrale chaque milliseconde par MEG. À chaque instant, le cerveau produit un petit motif d'activité qui contient des informations sur ce que la personne a vu. Le décodage résolu en temps utilise l'apprentissage automatique (*machine learning*) pour lire ce que le cerveau représente à chaque instant, nous permettant de voir comment cette information change et se déplace dans le cerveau. À chaque image, nous demandons à l'algorithme : « À partir des seuls signaux cérébraux de cet instant, pouvons-nous deviner ce que la personne a vu ? ». Si l'ordinateur réussit, cela signifie que le cerveau encode toujours cette information à ce moment précis.

Pour s'assurer que ces résultats étaient fiables, le décodage a été testé avec soin. Les données ont été divisées en parties distinctes : une partie pour entraîner l'ordinateur, et une autre partie pour tester s'il pouvait deviner correctement ce qui a été vu. Cela évite les erreurs dues à des motifs accidentels dans les données. Nous avons également mesuré comment l'information cérébrale change au fil du temps en entraînant l'ordinateur à un moment et en le testant à un autre, créant une carte de « généralisation temporelle » qui montre combien de temps le même motif cérébral est utilisé. Enfin, nous avons utilisé des tests statistiques pour vérifier que le décodage était plus fort que ce qui pourrait arriver par simple hasard.

Calcul du *sequence replay*

La méthode, adaptée de Liu et al. (2021), mesure la force d'une séquence neurale hypothétique (ex : état $A \rightarrow B \rightarrow C$) en posant une question fondamentale : « L'occurrence d'une activité neurale liée à l'état A prédit-elle l'occurrence de l'état B peu de temps après ? ». Tout d'abord, l'activité cérébrale est décodée en séries temporelles représentant différents « états ». Ensuite, on utilise une régression linéaire multiple pour trouver les liens entre les états actuels et les états futurs décalés dans le temps, ce qui donne une « matrice de transition empirique ». Cette étape est cruciale car la régression multiple élimine mathématiquement les corrélations fallacieuses et l'autocorrélation, empêchant ainsi la détection de fausses séquences. Enfin, cette matrice empirique est comparée à la structure de séquence hypothétique (ex : une matrice montrant uniquement les transitions $A \rightarrow B$ et $B \rightarrow C$) pour obtenir une mesure unique appelée « séquentialité » (*sequenceness*).

Résultats

Résultats - Expérience comportementale

96 participants ont effectué une tâche de reproduction de séquence impliquant neuf séquences distinctes de 12 items. Six de ces séquences étaient structurées à l'aide de primitives de répétition — telles que des répétitions locales de paires, de triplets ou de groupes emboîtés — tandis que les séquences de contrôle contenaient les mêmes items spatiaux mais manquaient de régularité temporelle.

Les participants ont systématiquement reproduit les séquences structurées avec une précision significativement plus élevée que les contrôles non structurés, comme mesuré par la distance de Damerau-Levenshtein (DL) (Figure 1, toutes les comparaisons sont significatives, $p < 0,001$). Pour valider l'hypothèse du Langage de la Pensée, nous avons comparé le pouvoir explicatif de la métrique de complexité-LoT à celui de modèles alternatifs établis, notamment la complexité de Lempel-Ziv, l'entropie de Shannon et divers modèles de segmentation (*chunking*). La métrique de complexité-LoT a systématiquement fourni le meilleur ajustement pour la performance des participants, démontrant une forte relation linéaire (corrélation de Pearson $r = 0,96$) entre les scores de complexité du modèle et la performance de reproduction des participants.

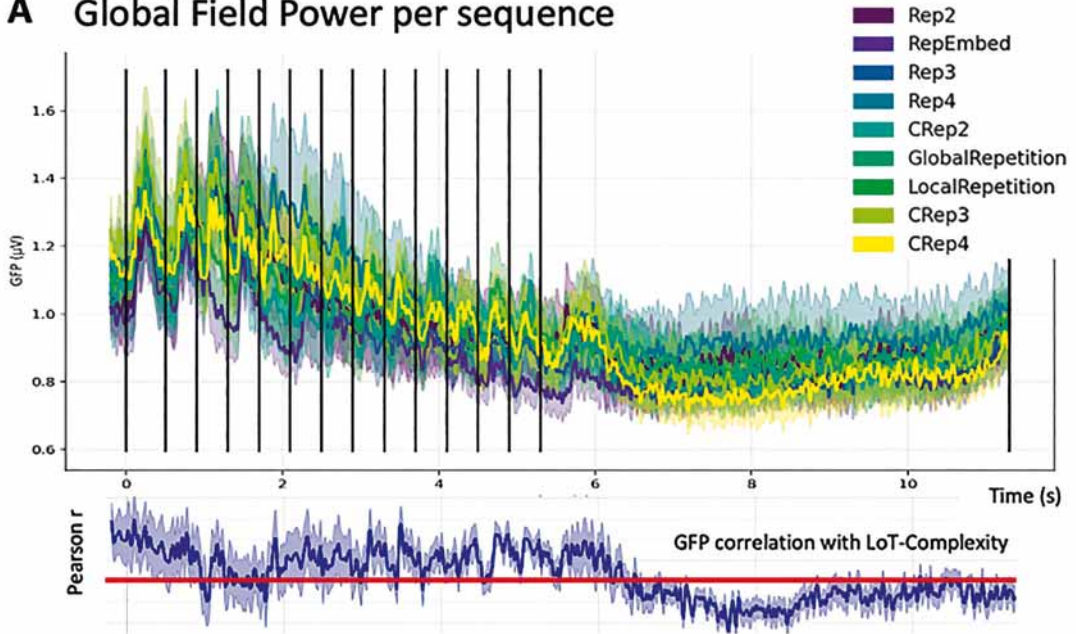
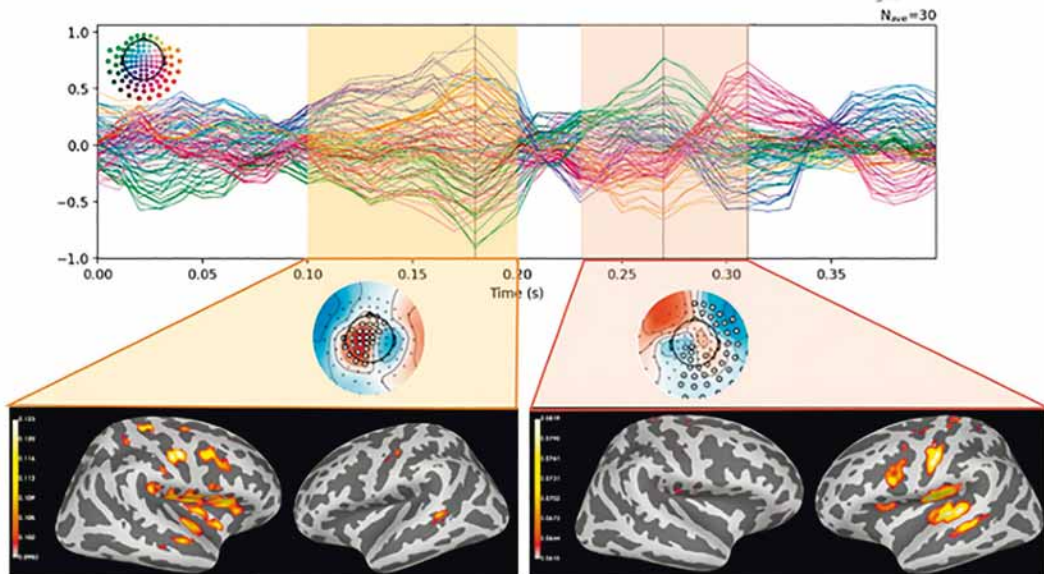
A Global Field Power per sequence**B Item-level complexity regression coefficient**

Figure 2. Signatures neurales de la complexité des séquences. (A) Moyenne de la puissance globale du champ (GFP) par séquence. Les zones ombrées indiquent l'erreur type de la moyenne. En bas : corrélation avec la complexité-LoT. La ligne rouge indique une corrélation de 0. (B) Régression linéaire des signaux MEG au niveau de l'item en fonction de la complexité-LoT. En couleur, l'étendue temporelle des clusters trouvés par CBPT. Les topographies représentent les canaux significatifs. En bas : reconstruction de source effectuée sur le coefficient de régression moyen sur les fenêtres temporelles pertinentes.

De plus, nous avons recherché un modèle optimal en faisant varier le poids des primitives (voir méthodes). Le Modèle 1 a surpassé à la fois les modèles de base avec des poids fixes et les modèles plus complexes avec des paramètres supplémentaires.

Enfin, l'analyse comportementale des temps de réponse a confirmé que la structure abstraite du Langage de la Pensée influençait directement la production motrice. Les participants présentaient des intervalles inter-clics significativement plus longs aux frontières des sous-séquences postulées par le Langage de la Pensée, par rapport aux transitions au sein de celles-ci. Un modèle linéaire à effets mixtes incorporant la structure hiérarchique du Langage de la Pensée a surpassé de manière significative un modèle basé uniquement sur la facilitation motrice, confirmant que les latences de réponse étaient contraintes par la segmentation interne de la séquence plutôt que par de simples contraintes motrices.

Résultats - Expérience MEG

Marqueurs neuraux de la complexité des séquences

Il a été précédemment démontré que la puissance globale du champ (GFP) — définie comme la racine carrée moyenne du signal MEG (Figure 2, panneau A) — indexe la charge de la mémoire de travail (Adam et al., 2020 ; Vogel et al., 2005) et a été utilisée pour quantifier la taille en mémoire des séquences sonores binaires (Al Roumi et al., 2023). Pour chaque participant, nous avons calculé la GFP moyenne séparément pour chaque type de séquence et effectué une régression de ces valeurs par rapport à la complexité-LoT correspondante. Pendant la présentation de la séquence, la GFP augmentait avec la complexité, indiquant une relation positive entre la complexité structurelle et la taille en mémoire. En revanche, pendant la période de maintien, la GFP présentait une relation négative avec la complexité — un motif quelque peu surprenant, car nous nous serions attendus à l'effet inverse.

Nous avons ensuite examiné les réponses évoquées au niveau de l'item à l'aide d'une régression linéaire avec la complexité de la séquence

comme prédicteur (Figure 2, panneau B). Cette analyse a révélé deux clusters spatio-temporels significatifs. Les analyses préliminaires de reconstruction de sources, actuellement achevées pour 19 participants, ont montré que le premier était un cluster précoce localisé dans les cortex temporal et pariétal droits, cohérent avec un traitement ascendant (*bottom-up*) de bas niveau de l'entrée sensorielle. Le second était un cluster plus tardif émergeant dans l'hémisphère gauche, qui reflète probablement des influences descendantes (*top-down*), telles que des prédictions générées à partir de la structure des séquences apprises.

Notamment, nous n'avons pas observé de preuves solides d'un engagement du cortex pré-frontal — des régions typiquement impliquées dans le traitement de séquences hiérarchiques ou basées sur des règles (Badre, 2008 ; Badre et al., 2010 ; Bahlmann et al., 2008 ; Koechlin & Jubault, 2006). La reconstruction de sources pour les participants restants est en cours et pourrait aider à clarifier l'implication de ces régions de contrôle de haut niveau.

Décodage des représentations de haut niveau

Pour déterminer les représentations mentales des séquences spatiales, nous avons d'abord confirmé que l'information visuelle (position exacte à l'écran) pouvait être décodée de manière robuste, avec un code neural soutenu. En nous appuyant sur cela, nous avons introduit un décodeur de position ordinale conçu pour décoder la structure de séquence abstraite (A, B, C) indépendamment de la position spatiale spécifique qu'elle occupait. En utilisant une validation croisée rigoureuse de type « leave-one-sequence-out », nous avons démontré avec succès que l'activité cérébrale des participants contenait une représentation généralisée de cette information ordinale abstraite (Figure 3), confirmant la formation d'une structure de séquence indépendante de la simple entrée visuelle.

Les séquences sont-elles réactivées par le *sequence replay* ?

Des analyses préliminaires évaluant le *sequence replay* pendant la période de maintien sont en cours. Nos résultats actuels indiquent

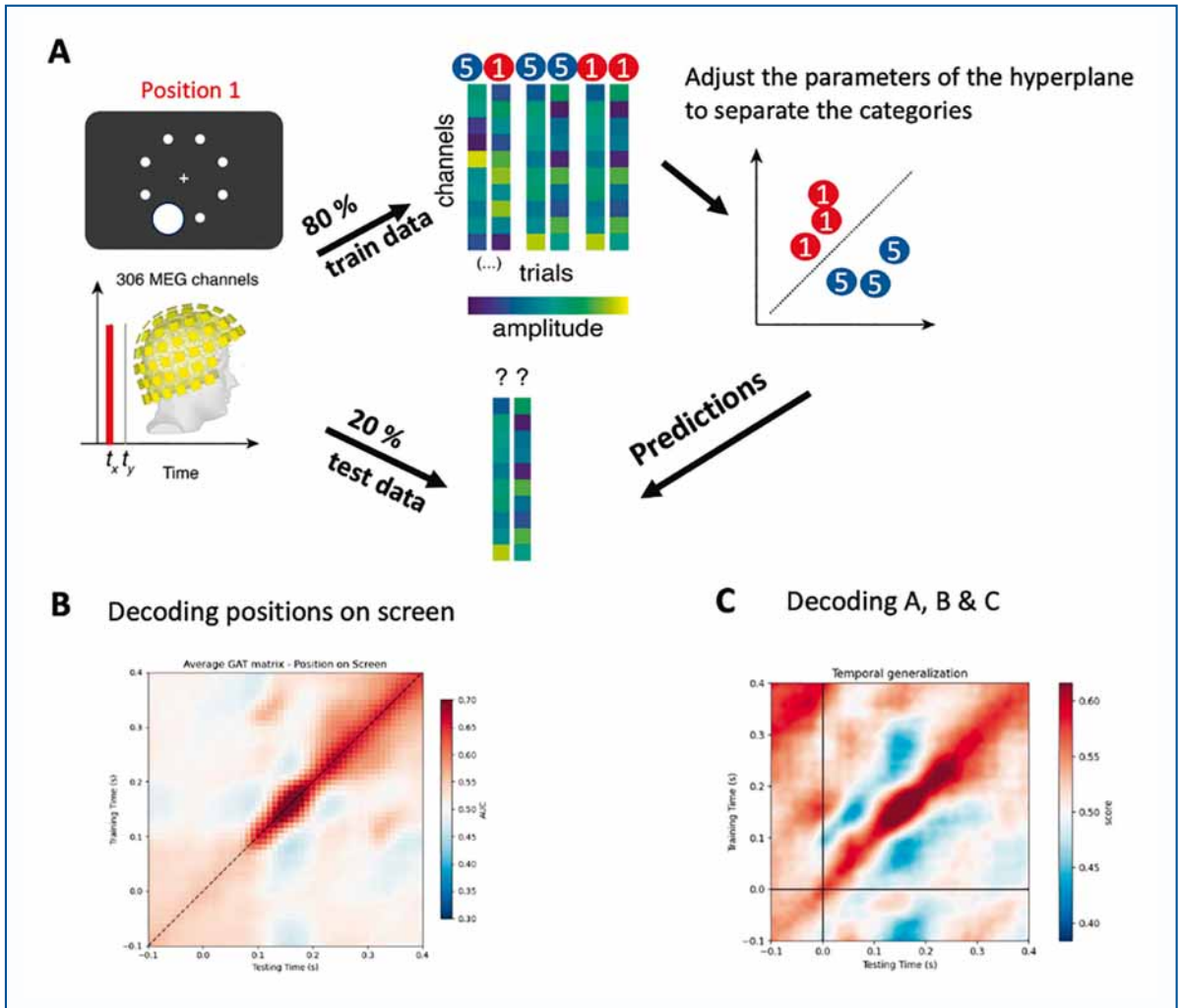


Figure 3. Décodage résolu en temps et analyses préliminaires du *sequence replay* (A) Ce diagramme illustre le processus de décodage par apprentissage automatique. L'algorithme est entraîné à l'aide de la majorité des données (ici, 80 %), où il apprend les paramètres optimaux (paramètres) pour distinguer différentes catégories. Sa capacité à faire des prédictions avec succès est ensuite testée sur les 20 % restants des données non vues. (B) Matrice de performance de généralisation temporelle pour le décodage de la position spatiale présentée. (C) Matrice de performance de généralisation temporelle pour le décodage de la position ordinale.

que la séquence des positions spatiales ne présente pas de *sequence replay*. Inversement, nous avons observé des indices émergents de *sequence replay* spécifique à la séquence des positions ordinales. En raison d'une rigueur statistique incomplète lors de ces premières étapes, ces résultats sont considérés comme provisoires. Des contrôles statistiques supplémentaires et des vérifications rigoureuses sont nécessaires avant toute interprétation concluante.

Discussion

Cette étude apporte des preuves convergentes que le cerveau humain utilise un « Langage de la Pensée » (LoT) pour encoder efficacement les structures séquentielles. Nos résultats comportementaux démontrent que la complexité-LoT surpasse les métriques traditionnelles (comme l'entropie ou Lempel-Ziv) pour prédire la performance de reproduction. De manière cruciale, nos résultats de décodage MEG révèlent que le cerveau forme une représentation généralisée de la

structure ordinaire abstraite qui est indépendante des positions spatiales spécifiques.

Une question centrale est de savoir comment ces structures abstraites sont maintenues. Les analyses préliminaires suggèrent une absence de *sequence replay* pour les positions spatiales de bas niveau, mais des preuves émergentes pour le *sequence replay* du code ordinal abstrait. Cela suggère un « basculement » de représentation : à mesure que le cerveau compresse la séquence dans un format basé sur des règles, le maintien coûteux des détails sensoriels bruts (positions visuelles) pourrait être abandonné au profit du code abstrait plus efficace. Pour confirmer ces mécanismes et finaliser notre modèle, plusieurs analyses spécifiques devront être menées.

Dans un premier temps, nous étudierons le couplage phase-amplitude thêta-gamma comme marqueur de la charge de la mémoire de travail. Des recherches antérieures (Heusser et al., 2016) ont montré que le couplage thêta-gamma suit le nombre d'items maintenus en mémoire de travail. Nous faisons l'hypothèse que dans notre tâche d'apprentissage structurel, il ne suivra pas le nombre brut d'items (12 points), mais plutôt la complexité-LoT de la séquence.

Une autre analyse importante consiste à séparer les essais précoces des essais tardifs au sein des blocs. Nous nous attendons à voir un changement dynamique : le *sequence replay* du code visuel de bas niveau pourrait être présent initialement mais s'estomper à mesure que l'apprentissage progresse, tandis que le *sequence replay* ordinal devrait émerger ou se renforcer dans les essais ultérieurs. Par ailleurs, nous analyserons les périodes de repos et prédisons que le *sequence replay* pendant le repos sera exclusivement ordinal.

Enfin, nous finalisons actuellement la reconstruction de sources pour les 11 participants restants afin de clarifier le rôle des régions préfrontales.

À la suite de cette étude, nous souhaitons réaliser une expérience en ligne (adaptable à la MEG) qui étudiera l'interaction entre la géométrie et les structures temporelles, afin d'identifier comment le cerveau intègre ou priorise ces régularités lorsqu'elles sont en compétition.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à exprimer ma très grande gratitude à la Fondation Fyssen. Son soutien m'a permis de mener à bien ce projet de recherche, de multiplier les collaborations et de participer à de nombreuses conférences. Merci pour cette confiance précieuse.

Mes remerciements s'adressent ensuite tout particulièrement à trois personnes :

À Stanislas Dehaene, pour m'avoir ouvert les portes des sciences cognitives. Cher Stanislas, ta confiance envers la physicienne que j'étais a été déterminante dans mon parcours. Ton énergie et ta passion sont une source d'inspiration quotidienne et je te remercie de me permettre de m'épanouir ainsi scientifiquement. Je réalise la chance que j'ai de travailler avec toi.

À Elyès Tabbane, mon étudiant de thèse. Une grande partie du travail présenté ici lui revient. Elyès, ta trajectoire académique témoigne d'une audace rare. Ta rigueur, ta créativité et ta force de travail font de toi un excellent chercheur, avec qui j'adore collaborer. Je suis ravie de poursuivre nos projets à tes côtés et j'apprends énormément de notre collaboration.

À Ghislaine Dehaene-Lambertz, dont la force, l'intégrité scientifique et l'enthousiasme contagieux sont des modèles pour la chercheuse et la femme que je suis. Je me réjouis d'avance de continuer nos collaborations.

Enfin, je remercie ceux qui font vivre ce travail : Santiago Figueira, pour sa gentillesse, sa patience et sa pédagogie sur les aspects computationnels ; Lucas et Mathias, pour nos discussions toujours stimulantes et leur amitié ; et Vanna, pour la qualité de l'ambiance au laboratoire et pour notre très belle amitié.

Je n'oublie pas, bien sûr, les participants de ces expériences, ainsi que l'équipe d'infirmières d'UNIACT, sans qui cette recherche n'aurait pas pu voir le jour.

Bibliographie

- Adam, K. C. S., Vogel, E. K., & Awh, E. (2020). Multivariate analysis reveals a generalizable human electrophysiological signature of working memory load. *Psychophysiology*, 57(12), e13691. <https://doi.org/10.1111/psyp.13691>
- Al Roumi, F., Marti, S., Wang, L., Amalric, M., & Dehaene, S. (2021). Mental compression of spatial sequences in human working memory using numerical and geometrical primitives.

- Neuron*, 109(16), 2627-2639.e4. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2021.06.009>
- Al Roumi, F., Planton, S., Wang, L., & Dehaene, S. (2023). Brain-imaging evidence for compression of binary sound sequences in human memory. *eLife*, 12, e84376. <https://doi.org/10.7554/eLife.84376>
- Amalric, M., Wang, L., Pica, P., Figueira, S., Sigman, M., & Dehaene, S. (2017). The language of geometry : Fast comprehension of geometrical primitives and rules in human adults and preschoolers. *PLOS Computational Biology*, 13(1), e1005273. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005273>
- Badre, D. (2008). Cognitive control, hierarchy, and the rostro-caudal organization of the frontal lobes. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(5), 193–200.
- Badre, D., Kayser, A. S., & D'Esposito, M. (2010). Frontal cortex and the discovery of abstract action rules. *Neuron*, 66(2), 315–326. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.025>
- Bahlmann, J., Schubotz, R. I., & Friederici, A. D. (2008). Hierarchical artificial grammar processing engages Broca's area. *NeuroImage*, 42(2), 525–534. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.04.249>
- Botvinick, M., & Watanabe, T. (2007). From numerosity to ordinal rank : A gain-field model of serial order representation in cortical working memory. *Journal of Neuroscience*, 27(32), 8636–8642. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2110-07.2007>
- Chater, N., & Vitányi, P. (2003). Simplicity : A unifying principle in cognitive science ? *Trends in Cognitive Sciences*, 7(1), 19–22. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(02\)00005-0](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(02)00005-0)
- Constantinescu, A. O., O'Reilly, J. X., & Behrens, T. E. J. (2016). Organizing conceptual knowledge in humans with a gridlike code. *Science*, 352(6292), 1464–1468. <https://doi.org/10.1126/science.aaf0941>
- Feldman, J. (2000). Minimization of Boolean complexity in human concept learning. *Nature*, 407(6804), 630–633. <https://doi.org/10.1038/35036586>
- Feldman, J. (2003). The Simplicity Principle in Human Concept Learning : *Current Directions in Psychological Science*, 12(6). <https://journals.sagepub.com/doi/10.1046/j.0963-7214.2003.01267.x>
- Fodor, J. A. (1975). *The Language of Thought* (Vol. 5). Harvard University Press.
- Foster, D. J., & Wilson, M. A. (2006). Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state. *Nature*, 440(7084), Article 7084. <https://doi.org/10.1038/nature04587>
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(7052), 801–806. <https://doi.org/10.1038/nature03721>
- Hauser, M. D., Chomsky, N., & Fitch, W. T. (2002). Neuroscience : The faculty of language : What is it, who has it, and how did it evolve ? *Science*, 298(5598), 1569–1579. <https://doi.org/10.1126/science.298.5598.1569>
- Heusser, A. C., Poeppel, D., Ezzyat, Y., & Davachi, L. (2016). Episodic sequence memory is supported by a theta-gamma phase code. *Nature Neuroscience*, 19(10), 1374–1380. <https://doi.org/10.1038/nn.4374>
- Koechlin, E., & Jubault, T. (2006). Broca's Area and the Hierarchical Organization of Human Behavior. *Neuron*, 50(6), 963–974. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.05.017>
- Kurth-Nelson, Z., Economides, M., Dolan, R. J., & Dayan, P. (2016). Fast Sequences of Non-spatial State Representations in Humans. *Neuron*, 91(1), 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.05.028>
- Leeuwenberg, E. L. (1969). Quantitative Specification of Information in Sequential Patterns. *Psychological Review*, 76(2), 216.
- Liu, Y., Dolan, R. J., Higgins, C., Penagos, H., Woolrich, M. W., Ólafsdóttir, H. F., Barry, C., Kurth-Nelson, Z., & Behrens, T. E. (2021). Temporally delayed linear modelling (TDLM) measures replay in both animals and humans. *eLife*, 10, e66917. <https://doi.org/10.7554/eLife.66917>
- Liu, Y., Dolan, R. J., Kurth-Nelson, Z., & Behrens, T. E. (2019). Human Replay Spontaneously Reorganizes Experience. *Cell*, 178(3), 640–652. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.06.012>
- Planton, S., van Kerkoerle, T., Abbi, L., Maheu, M., Meyniel, F., Sigman, M., Wang, L., Figueira, S., Romano, S., & Dehaene, S. (2021). A theory of memory for binary sequences : Evidence for a mental compression algorithm in humans. *PLoS Computational Biology*, 17(1), e1008598. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1008598>
- Restle, F. (1970). Theory of Serial Pattern Learning : Structural Trees. *Psychological Review*, 77(6), 481.

Vogel, E. K., McCollough, A. W., & Machizawa, M. G. (2005). Neural measures reveal individual differences in controlling access to working memory. *Nature*, 438(7067), 500–503. <https://doi.org/10.1038/nature04171>

Wang, L., Amalric, M., Fang, W., Jiang, X., Pallier, C., Figueira, S., Sigman, M., & Dehaene, S. (2019). Representation of spatial sequences using nested rules in human prefrontal cortex. *NeuroImage*, 186, 245–255. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.10.061>

Introduction

Consider a melody of twelve notes AA.BB.CC.AA.BB.CC. Remembering twelve sounds surpasses typical working memory limits. Yet, humans can easily remember such snippets of music, even after a single presentation, by relying on their temporal structure. How can we spontaneously grasp the structure of our environment despite apparent limitations on humans' memory? We hypothesize that the human capacity to encode sequential structures efficiently relies on their ability to compress them, using recursion and hierarchical nesting. This ability is a cornerstone of human language, music or mathematics, so far unmatched in other species (Hauser et al., 2002). In humans, previous behavioral studies on rule or concept learning have shown that learning effectiveness primarily depends on rule simplicity rather than sequence length (Feldman, 2000, 2003).

In the present work, we formalized this hypothesis with the « Language of Thought » (LoT) framework which suggests that a small set of simple rules, called primitives, can be combined to form compact representations of complex concepts (Chater & Vitányi, 2003 ; Fodor, 1975 ; Leeuwenberg, 1969 ; Restle, 1970). For a given sequence, the LoT hypothesis stipulates that the brain retains in memory an arrangement of primitives rather than each individual item.

Previous research has consistently demonstrated the utility of a geometric Language of Thought (LoT) in explaining both the behavioral performance and brain activity observed when participants encode visuo-spatial sequences (Al Roumi et al., 2021 ; Amalric et al., 2017 ; Wang et al., 2019). This conceptual framework, utilizing fundamental primitives like repetition and change, was also successfully applied to model human memory for simple binary auditory

sequences, as evidenced by behavioral data (Planton et al., 2021) and neuroimaging studies using MEG and fMRI (Al Roumi et al., 2023).

However, a limitation arose when attempting to describe more complex ordinal structures involving more than two distinct states (e.g., sequences with A, B, and C). In such cases, the simple “change” primitive proved insufficient, as it could not specify the *target state* (i.e., whether changing from state A leads to B or C). To overcome this descriptive gap and effectively capture richer temporal structures, we introduced a new set of primitives. These new primitives operate specifically on the temporal ordinal structure of the sequences, allowing for a compact, rule-based description of complex patterns like AABBBCCAABBCC as simply : “repeat twice : 3 pairs of items.”

In the present study, we considered a set of 9 novel 12-item visuo-spatial sequences specifically designed to probe the mental code for temporal ordinal structure. Unlike previous studies (Al Roumi et al., 2021 ; Amalric et al., 2017 ; Wang et al., 2019), spatial positions are treated as equivalent (see Figure 1C), deliberately disregarding the influence of geometric regularities on encoding performance. To capture temporal regularities, we adapted the LoT model for geometrical regularities to sequences of items coded based on their relative ordinal positions (Botvinick & Watanabe, 2007).

We conducted two separate experiments to investigate the behavioral relevance and the underlying neural mechanisms of this new Language of Thought (LoT) model : an online behavioral experiment with 96 participants and a Magnetoencephalography (MEG, see *Material and Methods*) experiment with 30 participants. During these experiments, subjects completed a series of trials where they observed a 12-item sequence of dots flashed across the vertices of a hexagon. Following a retention interval (1.5 seconds for the online experiment and 6 seconds for the MEG experiment), participants were tasked with reproducing the sequence. Based on their performance, they received feedback on their accuracy after each trial. We designed the nine 12-item sequences, such that six of them were structured using the repetition primitive. These include sequences with local repetitions of pairs (Repetition-2), triplets (Repetition-3) or quadruplet (Repetition-4) and their associated control (Control Repetition2/3 &4) (see Figure 1). To test nesting operations, we also

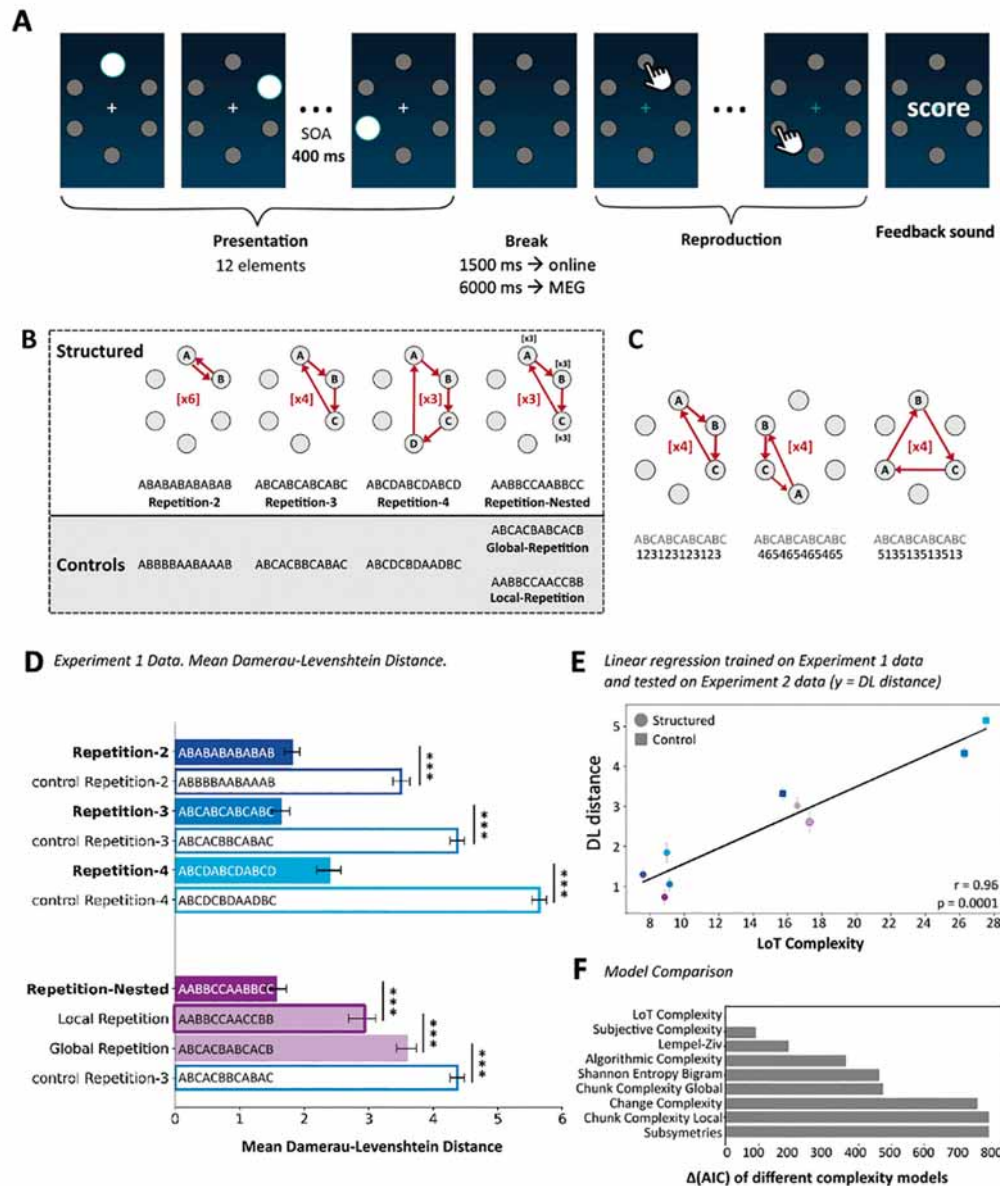


Figure 1. Experimental paradigm and behavioral results. A) Trial flow. Participants were shown a 12-item sequence of spatial positions on the vertices of a hexagon and were asked to reproduce it after a maintenance period. A feedback on the accuracy of their reproduction was then provided to them. (B) Set of sequences that were tested. Six sequences employed the repetition primitive : local repetitions of pairs (Repetition-2), triplets (Repetition-3), or quadruplets (Repetition-4), and their controls (Control Repetition-2/3/4). Three sequences tested nesting operations : Repetition Nested (local and global repetitions) ; Local Repetition (local repetition preserved, global repetition broken) ; and Global Repetition (global repetition preserved, local repetition broken). (C) A given sequence structure could involve any of the 6 spatial positions. (D) Comparison of participants' performance for the structured and the control sequences, assessed by the Damerau-Levenshtein distance. (E) Participants' performance modeled as a linear function of LoT-Complexity. (F) Model comparison assessed by the Akaike Information Criterion. The smaller it is, the better the model.

introduced sequences with local and global repetitions (Repetition nested - 3 spatial locations are repeated twice, and this whole segment of 6 items is itself repeated). We compared this to sequences where only the local repetition were kept while breaking the global one (Local Repetition) and sequences where only the global repetition was kept while breaking the local one (Global Repetition).

We first show that the behavioral results demonstrate that our updated Language of Thought (LoT) model not only accurately captures participants' performance but also surpasses competing models of sequence complexity. Furthermore, our model successfully fits both overall performance and finer behavioral markers, such as how participants segment sequences into meaningful chunks. Next, we present the results from the MEG experiment, which characterizes the brain signatures associated with sequence LoT complexity. We provide evidence for the fact that the human brain utilizes the hypothesized ordinal Language of Thought model to encode the temporally structured sequences.

Finally, we will present preliminary results on the hypothesis that place and grid cells in the hippocampus—structures traditionally linked to spatial navigation—are repurposed to represent abstract, non-spatial knowledge (Constantinescu et al., 2016). Specifically, we will look at sequence replay, a rapid neural process observed in both rodents and humans, that is assumed to be responsible for reorganizing experience based on learned rules rather than simply recapitulating it (Foster & Wilson, 2006 ; Hafting et al., 2005 ; Kurth-Nelson et al., 2016 ; Liu et al., 2019). In the current study, we hypothesize that this mechanism will reflect a switch in representations, moving from low-level, purely visual information to higher-level, structural information.

Materials and Methods

Behavioral experiment : Participants and Experimental Design

Data was collected online from 96 participants who performed a sequence reproduction task

on smartphones. The visual interface consisted of six circles arranged in a hexagon. In each trial, a 12-item sequence was presented by flashing dots (200ms duration, 400ms SOA).

Procedure

Following a 1500ms retention interval, participants reproduced the sequence by clicking the corresponding locations. Immediate feedback was provided : points were gained for perfect or near-perfect reproductions.

Stimuli

The experiment utilized nine specific sequences : six structured sequences relying on repetition primitives (e.g., repetitions of pairs, triplets, quadruplets, and nested structures) and three control sequences that used the same elements but lacked temporal regularity.

Data Analysis and Modelling

Performance was measured using the Damerau-Levenshtein (DL) distance, which calculates the minimum number of operations (insertion, deletion, substitution, transposition) required to transform the participant's response into the target

sequence. Statistical comparisons between structured and control conditions employed Wilcoxon signed-rank tests. To explain performance, the study applied a "Language of Thought" (LoT) framework. This model assumes the brain encodes sequences by identifying the "Minimal Description Length" (MDL)—the shortest computer-like program capable of generating the sequence using specific primitives : *Move&Play* (adaptation of the Rotation primitive in (Amalric et al., 2017) but acts on the ordinal position instead of the spatial ones) and *Repeat* (directly inherited from previous work). The weights were determined by optimizing theoretical cost functions to best fit participant performance, specifically by minimizing the Akaike Information Criterion (AIC).

Baseline : Used fixed weights derived from previous studies $W_{\text{Repeat}} = 1$, $W_{\text{Move\&Play}} = 2$

Model 1 : $W_{\text{Repeat}} = \beta \log_2(n)$, $W_{\text{Move\&Play}} = 1 + \alpha n$

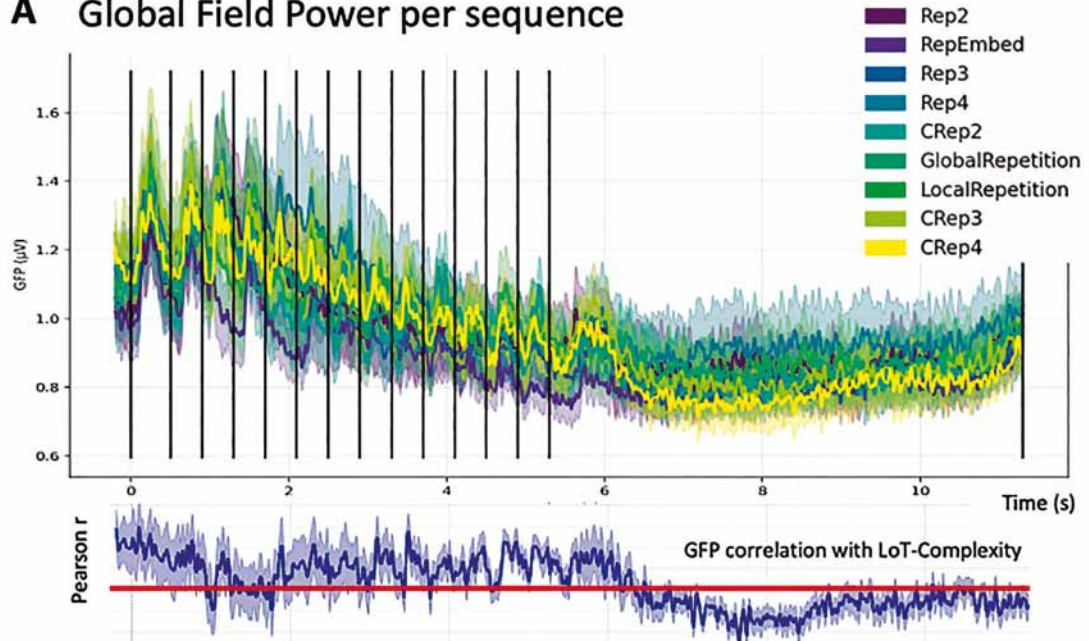
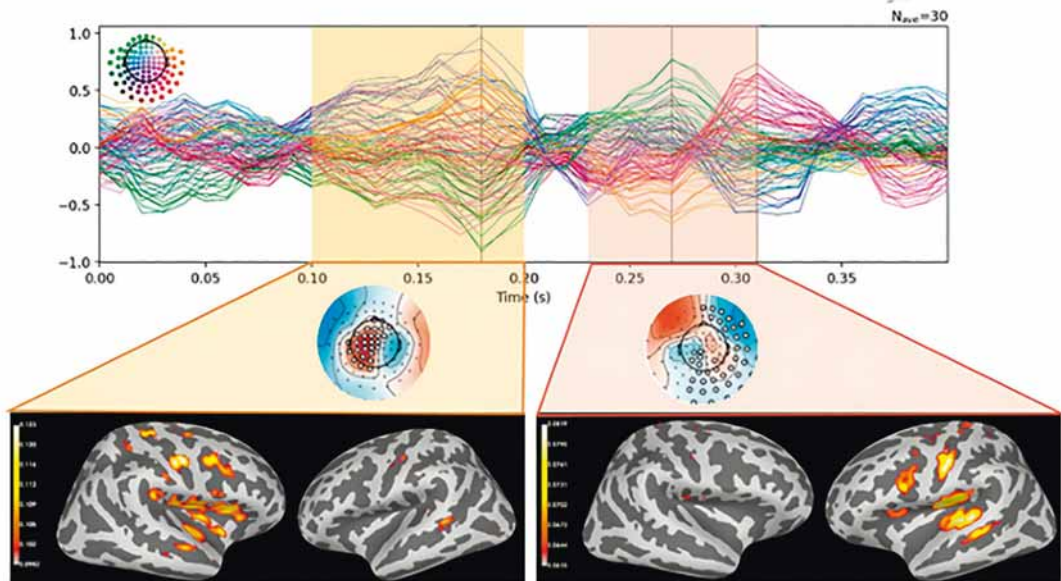
A Global Field Power per sequence**B** Item-level complexity regression coefficient

Figure 2. Neural signatures of sequence complexity. (A) Average of the Global Field Power (GFP) per sequence. Shaded areas denote the standard error of the mean. Bottom : correlation with LoT-Complexity. Red line denotes 0 correlation. (B) Linear regression of item-level MEG signals as a function of LoT complexity. In color, temporal extent of the clusters found by CBPT. Topographies represent the significant channels. Bottom : Source reconstruction performed on the average regression coefficient over the relevant time-windows.

Model 2 : Similar to *Model 1* but added a constant intercept to the repetition cost.

Using a gradient descent search on Experiment 1 data, *Model 1* provided the best fit. The final optimized parameters were $\alpha = 1.14$ and $\beta = 1.29$, which were successfully validated on a separate dataset to ensure generalizability.

Statistical significance assessment

The stars on the figures indicate the statistical significance of the comparisons, as determined by Student's t-test. This test is an inferential statistic that assesses whether the difference between the means of two groups is likely due to chance. The number of stars corresponds to the p-value, which measures this likelihood : $p < 0.05$ (*), $p < 0.001$ (**), $p < 0.0001$ (***) . A smaller p-value (more stars) denotes a more significant difference.

Models performance was assessed with Akaike Information Criterion (AIC). It is a statistical measure used to compare the quality of multiple competing statistical models for a given set of data, estimating the trade-off between the goodness of fit of the model and its complexity (number of parameters).

MEG experiment - Stimuli and Experimental Design

The MEG experiment was run on 30 participants. We used the same sequences as in the behavioral study. The experimental session was divided into nine blocks, with each block dedicated to a single sequence type. Each block consisted of 30 trials (2 X 15 trials) illustrating the specific sequence type but utilizing different spatial positions for each instance. A resting state period of one minute was interleaved every 15 trials.

Trial Structure and Procedure

Each trial began with the presentation of a 12-item sequence. Visual stimuli were presented for a duration of 100 ms with a stimulus onset asynchrony (SOA) of 400ms. Following the sequence presentation, participants entered a 6000 ms maintenance phase during which they were required to hold the sequence in working memory.

At the end of the maintenance window, the central fixation dot turned blue, serving as a cue for the participant to actively reproduce the

sequence using a manual input device. Immediately following the response, a feedback score was displayed on the screen, accompanied by an auditory signal indicating whether the reproduction was successful.

MEG Acquisition and Preprocessing

Magnetoencephalography (MEG) is a non-invasive brain imaging technique. It measures the tiny magnetic fields generated when groups of neurons communicate. These magnetic signals are extremely weak, so MEG sensors are very sensitive and are placed close to the head. These sensors are cooled to very low temperatures to increase sensitivity. With its very high temporal precision, MEG provides the timeline of the unfolding of the mental representations in the human brain. Because the skull does not distort magnetic fields (unlike electrical fields), MEG allows accurate reconstruction of where brain signals come from. The experiment took place in a special room that blocks external electromagnetic noise. While participants sat comfortably, we measured their brain activity using Magnetoencephalography (MEG), a device that detects the tiny magnetic fields produced by neurons. The system had 306 sensors covering the whole head. Brain signals were recorded 1000 times per second, then reduced to 250 times per second for analysis. We also recorded eye movements and heartbeats to identify and remove their influence on the data.

Statistical assessment

The spatio-temporal cluster-based permutation test is designed to find reliable patterns in data that changes over space and time. Instead of testing every tiny data point, it groups adjacent, strong effects into a single cluster. It then checks if this entire cluster is significant by comparing it to results from randomly shuffled data (permutations).

Multivariate Decoding Analyses

An illustration of this method is provided in Figure 3, panel A.

Imagine showing someone a very brief picture while recording their brain activity every millisecond with MEG. At each moment, the brain produces a small pattern of activity that contains information about what the person saw, such as a tilted line. Time-resolved decoding uses

machine learning to read what the brain represents at each instant, allowing us to see how this information changes and moves through the 2-brain. Instead of treating the brain as a static image, we analyze it like a movie : at each frame, we ask the computer, « From only the brain signals at this moment, can we guess what the person saw ? » If the computer succeeds, it means the brain is still encoding that information at that precise moment.

To make sure these results were reliable, the decoding was tested carefully. The data were split into separate parts : one part to train the computer, and another part to test whether it could correctly guess what was seen. This avoids mistakes due to accidental patterns in the data. We also measured how brain information changes over time by training the computer at one moment and testing it at another, creating a « generalization-across-time » map that shows how long the same brain pattern is used. Finally, we used statistical tests to check that the decoding was stronger than what could happen just by chance.

Computing sequence replay

The method, adapted from (Liu et al., 2021) measures the strength of a hypothesized neural sequence (e.g., state $A \rightarrow B \rightarrow C$) by asking a fundamental question : “Does the occurrence of neural activity related to state A predict the occurrence of state B shortly after ?”. First, brain activity (e.g., MEG signals) is decoded into time series representing different “states” (e.g., a memory of a stimulus, a location on a track). Then, TDLM uses multiple linear regression to find the links between current states and time-lagged future states, resulting in an “empirical transition matrix”. This step is crucial because the multiple regression mathematically removes spurious correlations and autocorrelation, preventing false sequence detection. Finally, this empirical matrix is then compared to the hypothesized sequence structure (e.g., a matrix showing only $A \rightarrow B$ and $B \rightarrow C$ transitions) to get a single measure called “sequenceness”.

Results

Results - Behavioral experiment

96 participants performed a delayed sequence reproduction task involving nine distinct 12-item sequences. Six of these sequences were structu-

red using repetition primitives—such as local repetitions of pairs, triplets, or nested groups—while control sequences contained the same spatial items but lacked temporal regularity.

Participants consistently reproduced structured sequences with significantly higher accuracy than unstructured controls, as measured by the Damerau-Levenshtein (DL) distance (Figure 1, all comparisons are significant, $p < 0.001$). To validate the Language of Thought (LoT) hypothesis, we compared the explanatory power of the LoT complexity metric against established alternative models, including Lempel-Ziv complexity, Shannon entropy, and various chunking models. The LoT complexity metric consistently provided the best fit for participant performance, demonstrating a strong linear relationship (Pearson correlation $r = 0.96$) between the model’s complexity scores and participants’ reproduction performance. Furthermore, we searched for an optimal model by varying the weight of the primitives (see methods). Model 1 outperformed both baseline models with fixed weights and more complex models with additional parameters.

Finally, behavioral analysis of response timings confirmed that the abstract LoT structure directly influenced motor output. Participants exhibited significantly longer inter-click intervals at the boundaries of structural chunks compared to transitions within chunks. A linear mixed-effects model incorporating the hierarchical LoT structure significantly outperformed a model based solely on motor facilitation, confirming that response latencies were driven by the internal segmentation of the sequence rather than simple motor constraints.

Results - MEG experiment

Neural markers of sequence complexity

Global field power (GFP)—defined as the root mean square of the MEG signal (Figure 2, panel A)—has previously been shown to index working-memory load (Adam et al., 2020 ; Vogel et al., 2005) and has been used to quantify the mnemonic weight of binary sound sequences (Al Roumi et al., 2023). For each participant, we computed the mean GFP separately for each sequence type and regressed these values against the corresponding LoT complexity. During sequence presentation, GFP increased with complexity, indicating a positive relationship between structural complexity and instantaneous neural

load. In contrast, during the maintenance period, GFP exhibited a negative relationship with complexity—a somewhat surprising pattern, as we would have expected the opposite effect.

We next examined the item-level evoked responses using a linear regression with sequence complexity as a predictor (Figure 2, panel B). This analysis revealed two significant spatiotemporal clusters. Preliminary source-reconstruction analyses, currently completed for 19 participants, showed that the first was an early cluster localized to the right temporal and parietal cortices, consistent with bottom-up, lower-level processing of the sensory input. The second was a later cluster emerging in the left hemisphere, which likely reflects top-down influences, such as predictions generated from the learned sequence structure.

Notably, we did not observe strong evidence for engagement of the prefrontal cortex—regions typically implicated in the processing of hierarchical or rule-based sequences (Badre, 2008 ; Badre et al., 2010 ; Bahlmann et al., 2008 ; Kochlin & Jubault, 2006). Source reconstruction for the remaining participants is ongoing and may help clarify the involvement of these higher-order control regions.

Decoding high-level representations

To access the mental representations of the attended spatial sequences, we first confirmed that the visual information (exact screen position) could be robustly decoded, with a late sustained pattern indicating a reliable neural code. Building on this, we introduced an ordinal position decoder designed to track the abstract sequence structure (A, B, C) independent of the specific spatial position it occupied. By using a rigorous leave-one-sequence-out cross-validation, we successfully demonstrated that participants' brain activity contained a generalized representation of this abstract ordinal information (Figure 3), confirming the formation of a sequence structure that is independent of mere visual input.

Are sequences reactivated with sequence replay ?

Preliminary analyses assessing sequence replay during the maintenance period are underway. Our current results indicate that the sequence of spatial positions does not exhibit replay. Conversely, we observed some emergent evidence for replay specific to the sequence of

ordinal positions. Due to incomplete statistical rigor in these initial steps, these findings are considered tentative. Further statistical controls and rigorous checks are necessary before any conclusive interpretation can be made.

Discussion

This study provides converging evidence that the human brain utilizes a “Language of Thought” (LoT) to efficiently encode sequence structures. Our behavioral results demonstrate that LoT complexity surpasses traditional metrics (like Entropy or Lempel-Ziv) in predicting reproduction performance. Crucially, our MEG decoding results reveal that the brain forms a generalized representation of the abstract ordinal structure that is independent of specific spatial positions.

Interpretation of Preliminary Replay Findings
A central question is how these abstract structures are maintained. Preliminary analyses suggest an absence of replay for low-level spatial positions but emergent evidence for the replay of the abstract ordinal code. This suggests a “switch” in representation : as the brain compresses the sequence into a rule-based format, the costly maintenance of raw sensory details (visual positions) may be discarded in favor of the more efficient abstract code. To confirm these mechanisms and finalize our model, several specific analyses are currently underway. We will investigate Theta-Gamma Phase-Amplitude Coupling as a marker of working memory load. Previous research (Heusser et al., 2016) has shown that theta-gamma coupling tracks the number of items held in working memory. We hypothesize that in our structural learning task, PAC will not track the raw number of items (12 dots), but rather the LoT complexity of the sequence. This analysis will determine if the neural “cost” of maintenance is physically reduced by the compression of the sequence into fewer hierarchical primitives. We will separate early trials from late trials within blocks. We expect to see a dynamic shift : low-level visual code replay may be present initially but fade as learning progresses, while the abstract ordinal replay should emerge or strengthen in later trials. **Resting State Replay :** We will analyze the one-minute resting periods. We predict that replay during rest will be exclusive to the ordinal code, as spatial locations lack meaning without visual context. We are cur-

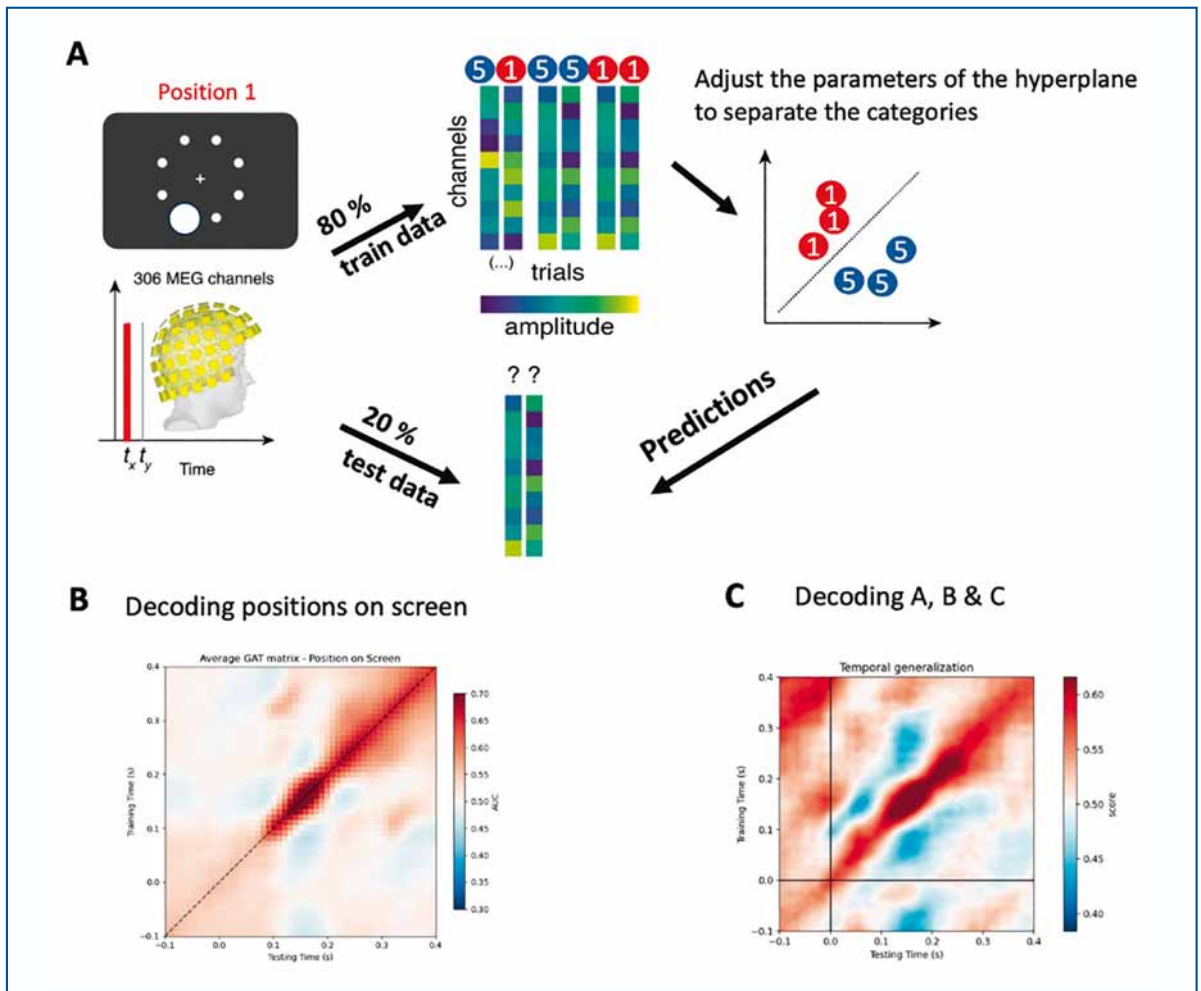


Figure 3. Time-resolved decoding and preliminary sequence replay analyses. (A) This diagram illustrates the machine learning decoding process. The algorithm is trained using a majority of the data (here, 80%), where it learns the optimal settings (parameters) to distinguish between different categories. Its ability to successfully make predictions is then tested on the remaining, unseen 20% of the data. (B) Generalization across time performance matrix for the decoding of the presented spatial position. (C) Generalization across time performance matrix for the decoding of the ordinal position in memory.

rently finalizing source reconstruction for the remaining 11 participants to clarify the role of prefrontal regions. Additionally, we have collected data from 5 participants with a longer maintenance window to ensure the absence of spatial replay is not due to insufficient data.

Finally, we aim to broaden the scope of the LoT framework by exploring the interaction between distinct structural domains. A planned online experiment (adaptable to MEG) will investigate the interplay of geometry and temporal structures, identifying how the brain integrates or prioritizes these competing regularities.

Acknowledgements

I would first like to express my deepest gratitude to the Fyssen Foundation. Its support has allowed me to bring this research project to fruition, to foster numerous collaborations, and to participate in many conferences. Thank you for this invaluable trust.

My special thanks go to three individuals :

To Stanislas Dehaene, for opening the doors of cognitive science to me. Dear Stanislas, your confidence in the physicist I once was has been a defining moment in my career. Your

energy and passion are a daily source of inspiration, and I thank you for allowing me to thrive scientifically. I realize how fortunate I am to work with you.

To Elyès Tabbane, my PhD student. A significant part of the work presented here is his. Elyès, your academic trajectory reflects a rare boldness. Your rigor, creativity, and work ethic make you an excellent researcher with whom I love collaborating. I am delighted to continue our projects by your side, and I learn a great deal from our partnership.

To Ghislaine Dehaene-Lambertz, whose strength, scientific integrity, and infectious enthusiasm are models for the researcher and the woman I am. I look forward to continuing our collaborations.

Finally, I would like to thank those who bring this work to life : Santiago Figueira, for his kindness, patience, and pedagogy regarding computational aspects ; Lucas and Mathias, for our ever-stimulating discussions and their friendship ; and Vanna, for the wonderful atmosphere in the laboratory and for our beautiful friendship.



Dans l'oreille du chien : traces neuronales de la domestication

Mélina CORDEAU

*Research Associate, Department of Human Evolutionary Biology,
Harvard University, 02138 Cambridge, MA, USA*

Résumé

Depuis des millénaires, la domestication a rapproché le chien de l'humain, jusqu'à en faire l'un des seuls animaux capables de comprendre nos signaux vocaux et sociaux. Pourtant, les bases cérébrales de cette sensibilité restent peu connues. Grâce à l'IRM anatomique et de diffusion, mon travail révèle pour la première fois l'organisation distribuée des réseaux auditifs du chien, reliant régions temporales, frontales, prémotrices, motrices et somatosensorielles dans un ensemble étonnamment proche de celui mobilisé chez l'humain. J'explore également comment ces réseaux varient d'un individu à l'autre, comment ils s'asymétrisent, et dans quelle mesure l'entraînement et la sélection humaine orientent leur organisation. Aussi, une étude comparative en cours chez les renards offre une perspective unique sur les effets de la sélection humaine au fil des générations. Ensemble, ces travaux révèlent comment le cerveau du chien traite la voix et les signaux humains, faisant de cet animal un modèle unique pour explorer l'émergence et l'évolution des bases neurales du langage.

Mots-clés :

Chien, Domestication, IRM, Connectivité structurelle, Évolution.

Inside the dog's ear : neural traces of domestication

Abstract

For thousands of years, domestication has brought dogs closer to humans, making them one of the few species able to understand our vocal and social signals. Yet the neural foundations of this sensitivity remain poorly understood. Using anatomical and diffusion MRI, my work reveals for the first time the distributed organization of the dog's auditory networks, linking temporal, frontal, premotor, motor and somatosensory regions in a pattern strikingly similar to that used by humans. I further examine how these networks vary across individuals, how they become lateralized, and how training and human-driven selection shape their organization. Also, an ongoing comparative study in foxes offers a unique window into how human selection can reshape brain circuits across generations. Together, these studies reveal how the dog's brain processes the human voice and social signals, making this species a unique model for exploring the emergence and evolution of the neural foundations of language.

Keywords:

Domestication, MRI, Connectivity, Evolution.

1. Pourquoi le chien est un modèle incontournable pour étudier le langage humain ?

Depuis plusieurs dizaines de milliers d'années, les chiens partagent notre environnement, nos comportements et une grande partie de notre quotidien¹. Peu d'espèces ont autant évolué sous notre influence, et aucune autre n'a développé à la fois une proximité sociale, cognitive et émotionnelle avec l'être humain². Cette coévolution, fruit d'un long processus de domestication et de pressions de sélection, fait du chien un modèle unique pour comprendre les bases neuronales de la communication et de la cognition sociale.

Au-delà de son rôle historique d'allié de l'humain, le chien possède des compétences étonnamment proches des nôtres dans le domaine de la communication : il reconnaît des mots³, discrimine des intonations⁴, interprète nos gestes⁵ et adapte spontanément son propre comportement en fonction de nos signaux. Il a une sensibilité à la voix⁴, à la prosodie⁶ et au langage⁷, ce qui en fait un modèle privilégié pour explorer comment un cerveau non primate peut converger vers des fonctions complexes typiquement humaines.

Sur le plan neurobiologique, l'intérêt du chien va bien au-delà de ses aptitudes comportementales. Son cerveau s'est développé dans un contexte fortement façonné par l'humain, offrant une occasion rare d'étudier l'évolution convergente : comment deux lignées distantes, humains et canidés, ont-elles pu développer des mécanismes neuronaux fonctionnellement similaires pour communiquer entre elles ? Cette question ne peut être abordée qu'au travers d'approches comparatives intégrant la structure, la fonction et le comportement.

Grâce aux avancées récentes de l'imagerie cérébrale non invasive, notamment l'IRM anatomique, la diffusion et l'IRM fonctionnelle, il devient enfin possible d'explorer le cerveau du chien avec une résolution comparable à celle utilisée chez l'humain. Ces outils ouvrent un champ nouveau : cartographier les réseaux cérébraux impliqués dans la perception auditive, comprendre comment ils varient d'un individu à l'autre, et expliquer comment la domestication a potentiellement remodelé la connectivité et les systèmes sensoriels chez le chien.

C'est dans ce contexte scientifique que s'est inscrit mon travail réalisé grâce au soutien de la Fondation Fyssen. Mon projet visait à caractériser l'organisation des réseaux cérébraux liés au traitement de la voix et du langage chez le chien⁸, à évaluer la variabilité interindividuelle et les asymétries de ces réseaux, et à développer une approche comparative avec les renards issus du programme de Belyaev⁹, afin de mieux comprendre l'impact de la domestication sur le cerveau du chien.

2. État de l'art : Neurosciences canines et cognition auditive.

2.1. L'organisation cérébrale du chien et les premières explorations du cortex auditif.

Les connaissances neuroanatomiques sur le cerveau du chien ont longtemps reposé sur des études histologiques et sur des descriptions macroscopiques issues de la médecine vétérinaire¹⁰. Ce n'est qu'au cours de la dernière décennie que des avancées majeures en imagerie cérébrale ont permis de mieux caractériser l'organisation structurelle et fonctionnelle du cortex chez le chien. Parmi eux, le cortex auditif occupe une place particulière : situé dans le lobe temporal, il correspond à une région clé pour la perception des sons.

Les premières études fonctionnelles (en IRMf chez le chien éveillé) ont révélé une sensibilité du cortex auditif aux sons vocaux. Des activations distinctes ont été rapportées pour l'identité vocale¹¹, la sensibilité aux vocalisations conspécifiques et aux voix humaines^{12,13}, la prosodie et le contenu lexical¹⁴, ou encore la distinction de la parole⁷. Ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle les chiens disposent de circuits neuronaux adaptés pour le traitement des signaux vocaux produits par l'humain.

2.2. Connectivité structurelle : un domaine encore jeune mais prometteur.

Parallèlement à ces avancées fonctionnelles, la compréhension de la structure des réseaux cérébraux chez le chien reste encore limitée. La tractographie en IRM de diffusion représente un outil particulièrement prometteur pour cartographier la connectivité entre régions, une approche essentielle pour comprendre comment l'information circule dans le cerveau et comment les différentes régions du cortex interagissent.

Cependant, jusqu'à récemment, la connectivité chez le chien a été peu explorée. L'absence de cadre méthodologique standardisé rendait difficile l'analyse comparative ou la mise en relation entre structure et fonction. L'un des enjeux majeurs du domaine est donc la construction de grands ensembles de données cohérents, associés à des atlas robustes permettant une segmentation fiable des régions d'intérêt¹⁵.

C'est précisément dans cette direction que s'est inscrit le travail que j'ai mené pendant la période Fyssen : établir une description solide de la connectivité structurelle du réseau auditif du chien⁸, à l'aide d'un grand nombre d'individus, issus de populations variées.

2.3. Le chien comme modèle d'évolution convergente.

Le chien n'offre pas seulement l'avantage d'être coopératif et entraînable pour l'IRM éveillée : il constitue aussi un modèle exceptionnel pour étudier l'évolution convergente. Alors que les primates ont développé des compétences communicatives dans un cadre évolutif propre à leur lignée, les chiens ont évolué dans un contexte façonné par l'humain. Malgré des trajectoires évolutives très différentes, leurs comportements suggèrent la possibilité que certaines capacités, telles que la sensibilité à la voix humaine, la lecture d'états émotionnels ou l'apprentissage de signaux verbaux, aient émergé via des mécanismes potentiellement convergents. Tester cette hypothèse constitue l'un des enjeux centraux de ce projet.

Cette convergence fonctionnelle soulève une question centrale en neurosciences évolutives : comment des cerveaux phylogénétiquement distants peuvent-ils développer des solutions neuronales comparables face aux mêmes pressions environnementales ?

3. Travaux réalisés pendant la période Fyssen : Présentation globale.

Le projet financé par la Fondation Fyssen avait pour objectif d'explorer comment la structure du cerveau canin soutient le traitement de la voix et du langage humain, et comment cette organisation varie selon les individus, les groupes de chiens, ou encore l'histoire évolutive. Pour répondre à ces questions, j'ai appliqué une approche intégrée combinant IRM anatomique, IRM de diffusion, et analyses comparatives.

Trois axes ont structuré le travail :

Cartographier la connectivité du cortex auditif chez le chien, en construisant une base de données inédite de matrices de connectivité standardisées.

Explorer la variabilité interindividuelle et les asymétries de ces réseaux pour comprendre l'impact de la sélection (entre chiens pré-modernes et races modernes) ou de l'entraînement (chiens de service qui ont réussi l'entraînement et chiens de service disqualifiés).

Développer une perspective comparative, incluant des renards issus du programme de domestication expérimentale, afin de relier plasticité cérébrale et pressions de sélection humaine.

L'ensemble de ces études constitue l'une des premières caractérisations systématiques du réseau de connectivité auditive chez le chien et apporte un éclairage nouveau sur la manière dont la domestication peut façonner les réseaux neuronaux.

3.1. Étude 1 : Connectivité du cortex auditif du chien en IRM de diffusion.

L'un des objectifs principaux de mon projet était de fournir une description précise et reproductible des connexions structurelles entre le cortex auditif et le reste du cerveau canin. Pour cela, j'ai rassemblé un large ensemble de données de diffusion chez le chien (110 chiens, 16 races différentes) et appliqué un protocole standardisé permettant de décrire la connectivité moyenne observée dans le groupe.

Méthodologie générale

Pour caractériser la connectivité du réseau auditif chez le chien, j'ai utilisé un *template* populationnel du cerveau canin associé à un atlas comprenant 49 régions d'intérêt. À partir de ces régions, la tractographie probabiliste a permis d'extraire la connectivité entre chaque paire de régions et chaque hémisphère sous la forme de matrices normalisées, permettant une comparaison directe de la force des connexions. Plus de deux cents matrices individuelles ont ainsi été générées, assurant une cohérence méthodologique rarement atteinte dans ce domaine.

Principaux résultats

Cette approche a révélé une organisation très distribuée du réseau auditif. Le cortex auditif ne fonctionne pas comme un module isolé, mais

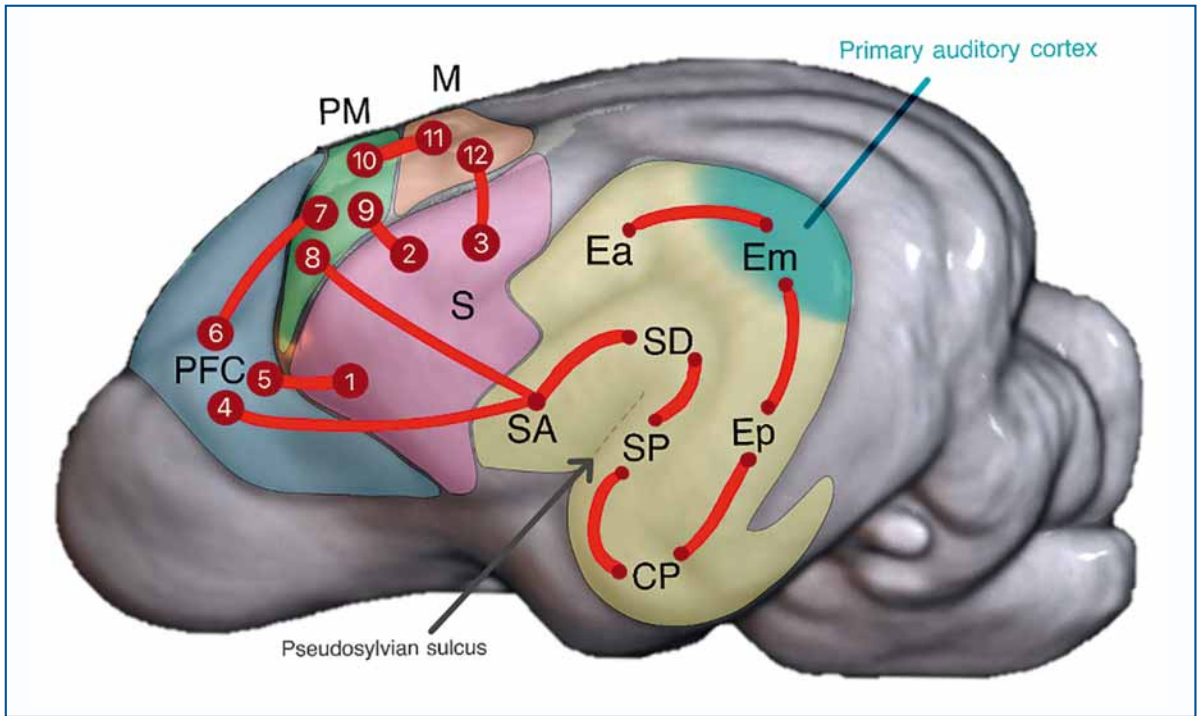


Figure 1 : Organisation structurelle moyenne des voies auditives chez le chien. Image issue de Cordeau et al., *Imaging Neuroscience*, 2025.

plutôt comme un véritable carrefour reliant des régions frontales, temporales, prémotrices, motrices et somatosensorielles (figure 1). Parmi les connexions les plus marquées, on observe notamment des liens forts entre le lobe temporal et la région frontale impliquée dans des processus cognitifs de haut niveau : ces connexions pourraient aider les chiens à interpréter le langage humain. On observe aussi des liens forts entre le lobe temporal et la région prémotrice où les mouvements sont planifiés : cette connexion pourrait aider les chiens à répondre au langage humain. L'ensemble de ces observations converge vers l'idée que, chez le chien, le traitement des sons (et en particulier de la voix humaine) repose sur des réseaux distribués dont l'organisation rappelle celle décrite chez l'humain pour la perception de la parole.

Impact scientifique

Cette étude fournit la première cartographie systématique des réseaux auditifs distribués chez le chien et a été publiée dans *Imaging Neuroscience*.

Elle constitue un socle essentiel pour toutes les analyses ultérieures, notamment celles

visant la variabilité, les asymétries ou l'évolution comparée.

3.2. Étude 2 : Variabilité interindividuelle et asymétries des réseaux auditifs.

Après avoir établi la connectivité moyenne, j'ai analysé comment ces réseaux varient d'un chien à l'autre, et si des facteurs biologiques ou comportementaux expliquent une partie de cette variabilité.

L'objectif de cette seconde étude était d'examiner la variabilité interindividuelle des réseaux auditifs et, en particulier, d'évaluer dans quelle mesure ces réseaux présentent des asymétries entre les deux hémisphères. Il s'agissait de quantifier précisément l'indice d'asymétrie (AI) pour chaque connexion, d'identifier les connexions montrant la plus forte asymétrie fluctuante (FA), et de déterminer si certains groupes de chiens (qu'il s'agisse de chiens pré-modernes, de races modernes, de chiens entraînés pour le service, ou de chien ayant échoué à l'entraînement pour faire du service) se distinguent par des profils de connectivité et/ou d'asymétrie particuliers. Cette analyse devait également permettre d'explorer l'influence éven-

tuelle de différents types de sélection, qu'elle soit liée à l'entraînement ou directement liée à l'interaction humaine.

Méthodologie générale

Pour répondre à ces questions, l'indice d'asymétrie a été calculé pour chaque chien et pour chaque connexion du réseau, ce qui a permis de mesurer directement l'ampleur des différences entre les hémisphères gauches et droits. La variabilité de ces indices, évaluée à partir de leur écart-type, a servi de mesure de l'asymétrie fluctuante, un indicateur clé pour comprendre jusqu'à quel point les réseaux peuvent différer d'un individu à l'autre. Des comparaisons entre groupes ont ensuite été réalisées à l'aide de contrastes ΔAI et de tests statistiques dédiés, afin d'identifier des signatures éventuelles propres à certains types de chiens. Enfin, les connexions présentant les asymétries les plus élevées (correspondant aux 5 % les plus fluctuantes) ont été extraites, à la fois pour l'ensemble de l'échantillon et pour chaque groupe étudié.

Principaux résultats

Dans l'ensemble, nos résultats montrent que l'influence humaine façonne le cerveau du chien à deux niveaux différents. À l'échelle de l'évolution, la sélection artificielle modifie l'organisation de grands réseaux cérébraux : les races modernes présentent une asymétrie plus marquée entre les hémisphères, en particulier dans les régions temporales et associatives. Cette tendance est cohérente avec les pressions de sélection qui ont favorisé la capacité à traiter des signaux complexes, à coopérer et à répondre finement aux indices humains.

À l'échelle individuelle, l'entraînement intensif produit des effets plus localisés. Les chiens de service, comparés aux chiens ayant suivi la même formation mais finalement « libérés » du programme, montrent des différences spécifiques dans les couplages sensorimoteurs et pré-moteurs, ainsi qu'une latéralisation gauche plus prononcée d'un faisceau impliqué dans la compréhension lexicale. Ces modifications suggèrent une spécialisation de circuits liés à l'exécution et au contrôle moteur, plutôt qu'une transformation globale de la connectivité.

Un élément important est que la variabilité individuelle de l'asymétrie, l'asymétrie fluctuante, reste similaire entre les groupes. Cela signifie que la sélection et l'expérience tendent surtout à modifier la *moyenne* ou la *direction* de l'asymétrie, sans changer le degré de variation d'un individu à l'autre.

Enfin, l'analyse globale des connectivités corticales montre qu'il est possible de prédire la capacité d'apprentissage des chiens à partir de leurs réseaux cérébraux. Les chiens avec le plus de capacités d'apprentissage présentent un profil de connectivité particulier avec certaines connexions corticales fortes et d'autres plus faibles, alors qu'une connectivité plus forte du corps géniculé médial est associée à une capacité d'apprentissage plus faible. Cela suggère que la capacité à apprendre et à répondre aux commandes dépend davantage du fonctionnement souple des circuits corticaux que d'un canal auditif primaire renforcé.

Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que sélection et entraînement influencent l'asymétrie des réseaux liés à la communication de manière complémentaire. Ils reflètent les pressions évolutives et expérimentées au quotidien par les chiens dans leur relation étroite avec l'humain.

Impact scientifique

Cette étude met clairement en évidence que la variabilité individuelle joue un rôle fondamental dans le cerveau du chien, en particulier dans les circuits impliqués dans la perception et l'interprétation de la voix humaine. En cartographiant ces asymétries et leur stabilité entre groupes, elle pose les bases d'analyses futures combinant structure et fonction, et offre un cadre solide pour comprendre comment la sélection, qu'elle soit évolutive ou liée à l'entraînement, peut orienter progressivement l'organisation des réseaux auditifs et sociaux chez le chien.

3.3. Étude 3 : Approche comparative chez le renard : vers une compréhension expérimentale de la domestication.

En parallèle des travaux réalisés chez le chien, une troisième étude a été initiée dans le cadre du projet Fyssen afin d'explorer l'impact direct de la domestication sur l'organisation cérébrale. Cette partie du projet s'appuie sur les renards issus du célèbre programme mené depuis les années 1950 par Dmitri Belyaev, dans lequel des lignées distinctes ont été sélectionnées, génération après

génération, pour leur docilité ou leur agressivité envers l'humain (figure 2). Ce modèle constitue une opportunité exceptionnelle pour étudier, de manière expérimentale, comment un changement de pression de sélection peut influencer les réseaux cérébraux et les comportements.

Dans cette étude, un ensemble complet d'acquisitions IRM de diffusion, T1 et T2 a été rassemblé pour trois groupes de renards (« Apprivoisés », « Agressifs » et « Non sélectionnés ») totalisant trente individus. L'objectif principal est d'appliquer une approche GLM avec permutations afin d'identifier les régions et les connexions cérébrales qui différencient ces lignées. Ce travail permettra de tester l'hypothèse selon laquelle la sélection comportementale peut remodeler les réseaux cérébraux, en particulier ceux impliqués dans la perception auditive, les interactions sociales et la communication.

Les analyses sont actuellement en cours, et aucune conclusion définitive ne peut encore être tirée. Toutefois, cette étude constitue une étape essentielle vers une compréhension des mécanismes de la domestication : en comparant les renards sélectionnés expérimentalement aux chiens domestiqués, il sera possible à terme de déterminer si certaines adaptations cérébrales observées chez le chien reflètent des principes généraux de plasticité sous l'influence de l'humain.



Figure 2 : Images de renards argentés issus de la *Russian Farm Fox experiment*, apprivoisés par l'humain.

4. Discussion générale : Implications neurobiologiques et évolutives.

Les travaux menés au cours de ce projet apportent un éclairage nouveau sur l'organisation du cerveau canin et, plus largement, sur la manière dont les réseaux évoluent sous l'influence des pressions humaines. L'un des résultats majeurs concerne l'identification d'un réseau auditif distribué, reliant les régions temporales à des régions frontales, prémotrices, motrices et somatosensorielles. Cette organisation dépasse largement l'idée d'un simple relais sensoriel : elle révèle un système capable d'intégrer des informations complexes, ce qui constitue une base essentielle pour la communication inter-espèces.

Un autre enseignement de ce travail est l'importance de la variabilité individuelle. Chaque chien présente une signature propre de sa connectivité et dans la manière dont ses deux hémisphères se connectent, et cette asymétrie fluctuante reste remarquablement stable entre groupes, même lorsque ceux-ci diffèrent par leur rôle, leur race ou leur type d'entraînement. Autrement dit, la diversité individuelle est un élément fondamental du cerveau canin. Toutefois, certaines influences humaines, qu'il s'agisse de la sélection sur plusieurs générations ou de l'entraînement intensif au cours d'une vie, peuvent orienter la direction moyenne de certaines asymétries, même si elles n'altèrent pas leur niveau de variabilité. Ce schéma reflète la capacité du cerveau du chien à s'adapter finement, tout en conservant un socle de plasticité individuelle.

Nos résultats indiquent ainsi deux échelles complémentaires d'influence :

À l'échelle individuelle, l'entraînement intensif produit des effets localisés, notamment dans les couplages prémoteurs et sensorimoteurs, ainsi que dans la latéralisation d'un faisceau impliqué dans la compréhension de signaux proches du lexique. Ces modifications suggèrent une spécialisation fonctionnelle liée à l'exécution d'actions, au contrôle moteur et à l'interprétation des consignes.

À l'échelle évolutive, la sélection artificielle semble modifier progressivement l'organisation de réseaux entiers, comme l'illustrent les

différences observées entre chiens modernes et pré-modernes dans les régions temporales et associatives. Ces changements pourraient être la conséquence d'ajustements répétés, génération après génération, favorisant une meilleure sensibilité aux signaux humains.

“Pour la science, le chien n'est pas seulement un modèle, il est un partenaire évolutif.”

De plus, nos analyses montrent que la force et l'organisation des connectivités corticales sont de bons prédicteurs de la capacité d'un chien à être entraîné. Les chiens les plus entraînaux présentent un profil de connectivité plus flexible et intégrée, tandis qu'une connectivité plus forte du corps géniculé médial est associée à une capacité d'entraînement plus faible. Ce résultat suggère que la réussite dans l'apprentissage repose moins sur un traitement auditif primaire renforcé que sur l'efficacité des circuits corticaux d'intégration et de contrôle.

Enfin, l'étude comparative en cours chez les renards issus du programme de Belyaev ajoutera une dimension unique à ces travaux. En contrastant la domestication expérimentale du renard avec la domestication du chien, il deviendra possible d'identifier les mécanismes généraux par lesquels la sélection comportementale modifie les réseaux sensoriels, et d'évaluer quelles caractéristiques observées chez le chien relèvent de principes universels et lesquelles lui sont propres.

Dans leur ensemble, ces travaux participent à une meilleure compréhension de la manière dont le cerveau des animaux évolue en interaction étroite avec l'humain, et positionnent le chien comme un modèle privilégié pour l'étude de la domestication, de la communication interspèce et des mécanismes issus de l'évolution convergente.

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour son soutien dans la réalisation de ce projet. Je remercie le Dr. Erin Hecht qui m'a supervisée sur ce projet et m'a chaleureusement accueillie dans son laboratoire *Evolutionary Neuroscience Laboratory* du *Department of Evolutionary Biology* de Harvard University ; ma collègue Sophie Barton, étudiante en thèse, qui a réalisé toutes les acquisitions IRM ; tous les chiens et leurs proprié-

taires volontaires pour leur engagement dans les tests comportementaux et les acquisitions IRM ; l'équipe du centre d'imagerie ; les vétérinaires ; et bien évidemment Lulu, mon petit assistant

scientifique, toujours là pour m'inspirer dans mes recherches canines et m'offrir un soutien émotionnel à toute épreuve.

Références

- 1. Range, F. & Virányi, Z. Tracking the evolutionary origins of dog-human cooperation : the « Canine Cooperation Hypothesis ». *Front. Psychol.* **5**, (2015).
- 2. Pérez Fraga, P. Interspecific socio-communicative abilities of the family dog and the family pig from a comparative ethological perspective. <https://doi.org/10.15476/ELTE.2023.101> (2023) doi : 10.15476/ELTE.2023.101.
- 3. Boros, M., Rácz, D. S. & Andics, A. Action instruction word processing in the dog brain entails both auditory form identification and meaning representation. *NeuroImage* **318**, 121411 (2025).
- 4. Andics, A., Gácsi, M., Faragó, T., Kis, A. & Miklósi, Á. Voice-sensitive regions in the dog and human brain are revealed by comparative fMRI. *Curr. Biol.* **24**, 574–578 (2014).
- 5. Soproni, K., Miklósi, Á., Topál, J. & Csányi, V. Dogs' (*Canis familiaris*) responsiveness to human pointing gestures. *J. Comp. Psychol.* **116**, 27–34 (2002).
- 6. Gergely, A. *et al.* Dog brains are sensitive to infant- and dog-directed prosody. *Commun. Biol.* **6**, 859 (2023).
- 7. Cuaya, L. V., Hernández-Pérez, R., Boros, M., Deme, A. & Andics, A. Speech naturalness detection and language representation in the dog brain. *NeuroImage* **248**, 118811 (2022).
- 8. Cordeau, M., Barton, S. A. & Hecht, E. E. Organization of distributed cortical connections underlying the processing of auditory information in dogs assessed by diffusion MRI. *Imaging Neurosci.* **3**, IMAG.a.16 (2025).
- 9. Trut, L., Oskina, I. & Kharlamova, A. Animal evolution during domestication : the domesticated fox as a model. *BioEssays* **31**, 349–360 (2009).

- 10. Kosmal, A. Organization of connections underlying the processing of auditory information in the dog. *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry* **24**, 825–854 (2000).
- 11. Boros, M. *et al.* Repetition enhancement to voice identities in the dog brain. *Sci. Rep.* **10**, 3989 (2020).
- 12. Bálint, A., Szabó, Á., Andics, A. & Gácsi, M. Dog and human neural sensitivity to voicelikeness: A comparative fMRI study. *NeuroImage* **265**, 119791 (2023).
- 13. Morvai, B., Boros, M., Ferrando, E., Magyari, L. & Andics, A. Comparative EEG reveals general and conspecific vocalization sensitivities in evolutionarily distant mammal species. *NeuroImage* **317**, 121355 (2025).
- 14. Andics, A. Neural mechanisms for lexical processing in dogs | *Science* (2016).
- 15. Johnson, P. J. *et al.* Stereotactic Cortical Atlas of the Domestic Canine Brain. *Sci. Rep.* **10**, 4781 (2020).

1. Why is the dog an essential model for studying human language?

For tens of thousands of years, dogs have shared our environment, our behaviors, and a large part of our daily lives¹. Few species have evolved so extensively under human influence, and none has developed such a close social, cognitive, and emotional relationship with humans². This co-evolution, shaped by a long process of domestication and successive selection pressures, makes the dog a unique model for understanding the neural bases of communication and social cognition.

Beyond its historical role as a human ally, the dog possesses communication skills that are strikingly close to our own: it recognizes words³, discriminates intonation⁴, interprets our gestures⁵, and spontaneously adapts its behavior in response to our signals. Dogs show sensitivity to voice⁴, prosody⁶, and language⁷, making them a privileged model for exploring how a non-primate brain can converge toward complex functions typically considered human.

From a neurobiological perspective, the dog's relevance goes far beyond its behavioral abilities. Its brain has developed in a context strongly

shaped by human influence, offering a rare opportunity to study convergent evolution: how have two distantly related lineages – humans and canids – been able to develop functionally similar neural mechanisms to communicate with one another? This question can only be addressed through comparative approaches that integrate structure, function, and behavior.

Thanks to recent advances in non-invasive brain imaging – particularly structural MRI, diffusion MRI, and functional MRI – it is now finally possible to explore the dog's brain at a resolution comparable to that used in humans. These tools open up a new field of investigation: mapping the brain networks involved in auditory perception, understanding how they vary across individuals, and explaining how domestication may have reshaped connectivity and sensory systems in dogs.

It is within this scientific context that my work, supported by the Fyssen Foundation, was conducted. My project aimed to characterize the organization of brain networks involved in voice and language processing in dogs⁸, to assess inter-individual variability and asymmetries within these networks, and to develop a comparative approach with foxes from the Belyaev program⁹, in order to better understand the impact of domestication on the dog's brain.

2. State of the art: Canine neuroscience and auditory cognition.

2.1. Brain organization in dogs and early investigations of the auditory cortex.

Neuroanatomical knowledge of the dog brain has long relied on histological studies and macroscopic descriptions derived from veterinary medicine¹⁰. Only over the past decade have major advances in brain imaging made it possible to better characterize the structural and functional organization of the canine cortex. Among these regions, the auditory cortex occupies a particular place: located in the temporal lobe, it represents a key region for sound perception.

The first functional studies (using fMRI in awake dogs) revealed sensitivity of the auditory cortex to vocal sounds. Distinct activations have been reported for voice identity¹¹, sensitivity to conspecific vocalizations and human voices^{12,13}, prosody and lexical content¹⁴, as well as speech discrimination⁷. These findings support the

hypothesis that dogs possess neural circuits adapted for processing vocal signals produced by humans.

2.2. Structural connectivity: A young but promising field

In parallel with these functional advances, our understanding of the structural organization of brain networks in dogs remains limited. Diffusion MRI tractography represents a particularly promising tool for mapping connectivity between regions – an approach that is essential for understanding how information flows through the brain and how different cortical areas interact.

However, until recently, connectivity in the dog brain has been little explored. The lack of a standardized methodological framework has made comparative analyses and the integration of structure-function relationships challenging. One of the major challenges in the field is therefore the construction of large, coherent datasets combined with robust atlases that enable reliable segmentation of regions of interest¹⁵.

This is precisely the direction taken by the work I conducted during the Fyssen period: establishing a robust description of the structural connectivity of the canine auditory network⁸, using a large number of individuals drawn from diverse populations.

2.3. The dog as a model of convergent evolution.

The dog does not only offer the advantage of being cooperative and trainable for awake fMRI; it also represents an exceptional model for studying convergent evolution. While primates developed communicative abilities within an evolutionary framework specific to their lineage, dogs evolved in a context shaped by humans. Despite these very different evolutionary trajectories, their behaviors suggest that certain capacities – such as sensitivity to the human voice, reading emotional states, or learning verbal signals – may have emerged through potentially convergent mechanisms. Testing this hypothesis is one of the central aims of this project.

This functional convergence raises a core question in evolutionary neuroscience: how can phylogenetically distant brains develop comparable neural solutions when faced with the same environmental pressures?

3. Work conducted during the Fyssen period: Overview

The project funded by the Fyssen Foundation aimed to explore how the structure of the canine brain supports the processing of human voice and language, and how this organization varies across individuals, groups of dogs, and evolutionary history. To address these questions, I applied an integrated approach combining structural MRI, diffusion MRI, and comparative analyses.

Three main axes structured this work:

Mapping the connectivity of the auditory cortex in dogs by building an original database of standardized connectivity matrices.

Exploring inter-individual variability and network asymmetries to understand the impact of selection (between pre-modern dogs and modern breeds) or training (service dogs that successfully completed training versus service dogs that were disqualified).

Developing a comparative perspective, including foxes from the experimental domestication program, in order to link brain plasticity to human-driven selection pressures.

Together, these studies constitute one of the first systematic characterizations of the auditory connectivity network in dogs and provide new insights into how domestication can shape neural networks.

3.1. Study 1: Structural connectivity of the canine auditory cortex using diffusion MRI.

One of the main objectives of my project was to provide a precise and reproducible description of the structural connections between the auditory cortex and the rest of the canine brain. To this end, I assembled a large diffusion MRI dataset in dogs (110 dogs, 16 different breeds) and applied a standardized protocol to characterize the average connectivity observed at the group level.

General methodology

To characterize the connectivity of the auditory network in dogs, I used a population-based canine brain template combined with an atlas comprising 49 regions of interest. From these regions, probabilistic tractography was used to extract connectivity between each pair of regions and for each hemisphere, resulting in normalized matrices that allow direct comparison of connec-

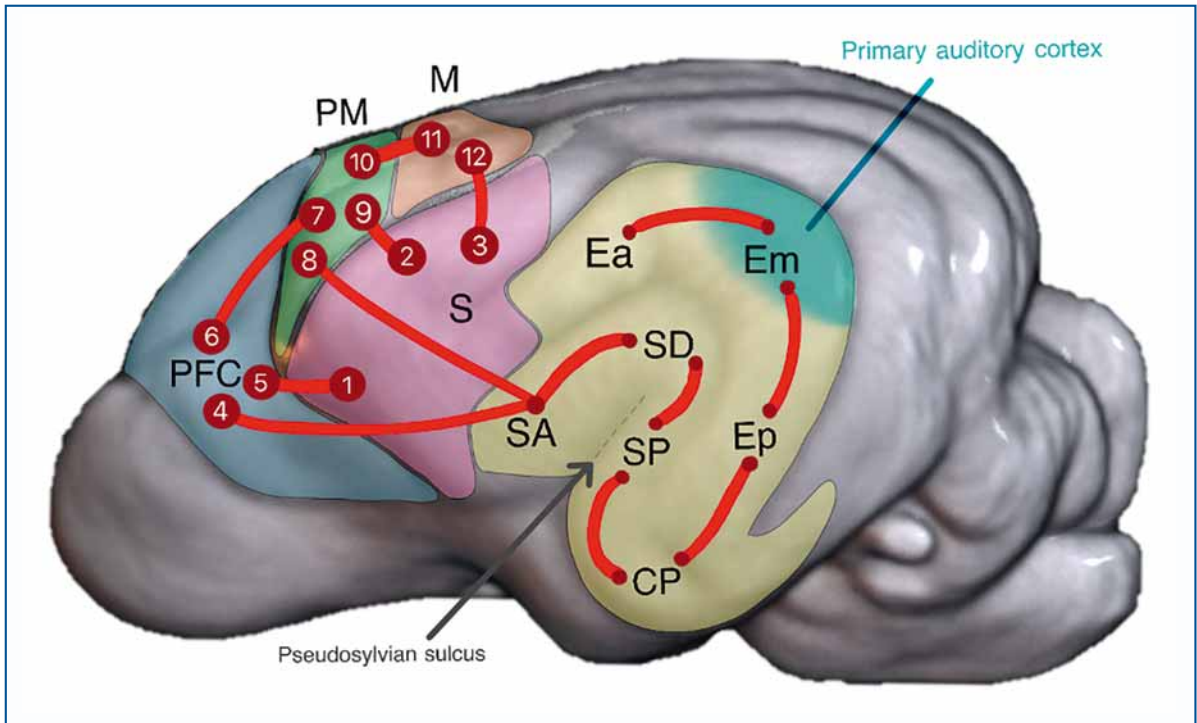


Figure 1: Average structural organization of auditory pathways in dogs. Image from Cordeau et al., *Imaging Neuroscience*, 2025.

tion strengths. More than two hundred individual matrices were generated, ensuring a level of methodological consistency that is rarely achieved in this field.

Main findings

This approach revealed a highly distributed organization of the auditory network. The auditory cortex does not function as an isolated module, but rather as a genuine hub connecting frontal, temporal, premotor, motor, and somatosensory regions (Figure 1). Among the strongest connections, robust links were observed between the temporal lobe and frontal regions involved in high-level cognitive processes; these connections may support dogs' ability to interpret human language. Strong connections were also observed between the temporal lobe and premotor regions involved in movement planning, which may facilitate dogs' behavioral responses to human speech. Taken together, these findings converge on the idea that, in dogs, sound processing –and in particular the processing of the human voice–relies on distributed networks whose organization resembles that described in humans for speech perception.

Scientific impact

This study provides the first systematic mapping of distributed auditory networks in the dog and was published in *Imaging Neuroscience*.

It constitutes an essential foundation for all subsequent analyses, particularly those addressing variability, asymmetries, and comparative evolution.

3.2. Study 2: Inter-individual variability and asymmetries of auditory networks.

After establishing the average connectivity, I then analyzed how these networks vary from one dog to another, and whether biological or behavioral factors explain part of this variability.

The objective of this second study was to examine inter-individual variability in auditory networks and, in particular, to assess the extent to which these networks exhibit asymmetries between the two hemispheres. This involved precisely quantifying the asymmetry index (AI) for each connection, identifying connections showing the strongest fluctuating asymmetry (FA), and determining whether certain groups of dogs –pre-modern dogs, modern breeds, service

dogs that successfully completed training, or dogs that failed service training— exhibit distinctive connectivity and/or asymmetry profiles. This analysis also aimed to explore the potential influence of different types of selection, whether related to training or directly linked to human interaction.

General methodology

To address these questions, the asymmetry index was calculated for each dog and for each network connection, allowing a direct measurement of the magnitude of differences between the left and right hemispheres. The variability of these indices, assessed via their standard deviation, was used as a measure of fluctuating asymmetry—an important indicator of the extent to which networks differ across individuals. Group comparisons were then performed using Δ AI contrasts and dedicated statistical tests to identify potential signatures specific to certain dog populations. Finally, connections exhibiting the highest asymmetries (corresponding to the top 5% most fluctuating connections) were extracted, both for the entire sample and for each group studied.

Main findings

Overall, our results show that human influence shapes the dog brain at two distinct levels. At the evolutionary scale, artificial selection alters the organization of large-scale brain networks: modern breeds exhibit more pronounced hemispheric asymmetry, particularly in temporal and associative regions. This pattern is consistent with selection pressures favoring the ability to process complex signals, cooperate, and respond finely to human cues.

At the individual level, intensive training produces more localized effects. Service dogs, compared with dogs that underwent the same training but were ultimately released from the program, show specific differences in sensorimotor and premotor coupling, as well as a more pronounced leftward lateralization of a tract involved in lexical comprehension. These changes suggest a specialization of circuits related to execution and motor control rather than a global reorganization of connectivity.

Importantly, individual variability in asymmetry—fluctuating asymmetry—remains similar across groups. This indicates that selection and

experience primarily modify the mean or direction of asymmetry, without altering the degree of inter-individual variability.

Finally, a global analysis of cortical connectivity shows that dogs' learning abilities can be predicted from their brain networks. Dogs with higher learning capacities exhibit a specific connectivity profile, characterized by stronger cortical connections in some areas and weaker ones in others, whereas stronger connectivity of the medial geniculate body is associated with lower learning capacity. This suggests that the ability to learn and respond to commands depends more on flexible cortical circuit function than on a strengthened primary auditory pathway.

Taken together, these results indicate that selection and training influence the asymmetry of communication-related networks in complementary ways. They reflect both evolutionary pressures and the daily experiences of dogs in their close relationship with humans.

Scientific impact

This study clearly demonstrates that individual variability plays a fundamental role in the dog brain, particularly in circuits involved in the perception and interpretation of the human voice. By mapping these asymmetries and their stability across groups, it lays the groundwork for future analyses combining structure and function, and provides a robust framework for understanding how selection—whether evolutionary or training-related—can progressively shape the organization of auditory and social networks in dogs.

3.3. Study 3: A comparative approach in foxes: Toward an experimental understanding of domestication.

In parallel with the work conducted in dogs, a third study was initiated within the Fyssen project to explore the direct impact of domestication on brain organization. This part of the project is based on foxes from the well-known program initiated in the 1950s by Dmitri Belyaev, in which distinct lineages were selected, generation after generation, for docility or aggressiveness toward humans (Figure 2). This model provides a unique opportunity to experimentally investigate how changes in selection pressure can influence brain networks and behavior.

In this study, a complete set of diffusion MRI, T1, and T2 acquisitions was assembled for three groups of foxes («Tame,» «Aggressive,» and «Unselected»), totaling thirty individuals. The main objective is to apply a GLM approach (General Linear Model), a statistical framework that models relationships between brain measurements and group variables, combined with permutation testing, to identify brain regions and connections that differentiate these lineages.

This work will allow us to test the hypothesis that behavioral selection can remodel brain networks, particularly those involved in auditory perception, social interactions, and communication.

Analyses are currently ongoing, and no definitive conclusions can yet be drawn. Nevertheless, this study represents an essential step toward understanding the mechanisms of domestication: by comparing experimentally selected foxes with domesticated dogs, it will ultimately be possible to determine whether certain brain adaptations observed in dogs reflect general principles of plasticity under human influence.

“For science, the dog is not just a model, it is an evolutionary partner.”

4. General discussion: Neurobiological and evolutionary implications

The work conducted during this project provides new insights into the organization of the canine brain and, more broadly, into how neural networks evolve under human-driven pressures. One of the major findings concerns the identification of a distributed auditory network linking temporal regions with frontal, premotor, motor, and somatosensory areas. This organization goes far beyond the notion of a simple sensory relay: it reveals a system capable of integrating complex information, which constitutes an essential foundation for interspecies communication.

Another key outcome of this work is the importance of individual variability. Each dog exhibits a unique connectivity signature and a distinct pattern of interhemispheric organization, and this fluctuating asymmetry remains remarkably stable across groups, even when they differ in role, breed, or type of training. In other words, individual diversity is a fundamental feature of the canine brain. Nevertheless, certain human influences – whether selection acting across generations or intensive training over the course of a lifetime – can bias the average direction of specific asymmetries, even if they do not alter the overall level of variability. This pattern reflects the dog brain’s capacity for fine-grained adaptation while preserving a core of individual plasticity.

Our results therefore point to two complementary scales of influence.

At the individual level, intensive training produces localized effects, particularly in premotor and sensorimotor couplings, as well as in the lateralization of a tract involved in the comprehension of lexicon-like signals. These changes suggest functional specialization related to action execution, motor control, and the interpretation of commands.

At the evolutionary level, artificial selection appears to progressively modify the organization of entire networks, as illustrated by the differences observed between modern and pre-modern dogs in temporal and associative regions. These changes may result from repeated adjustments across generations, favoring increased sensitivity to human signals.

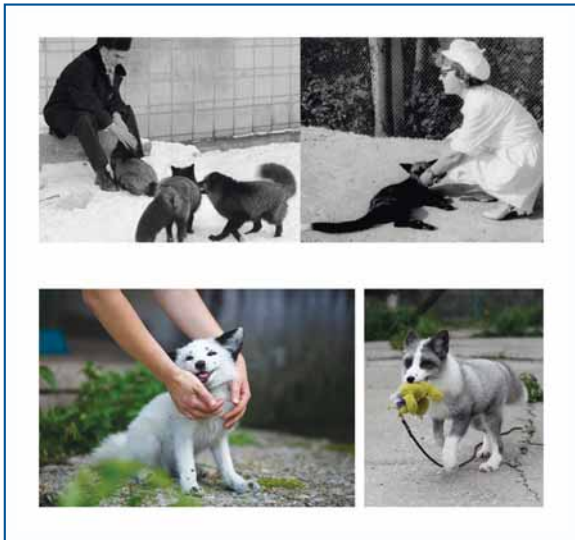


Figure 2: Images of silver foxes from the Russian Farm Fox Experiment, domesticated through human interaction.

In addition, our analyses show that the strength and organization of cortical connectivity are strong predictors of a dog's trainability. Dogs with higher learning capacities display a more flexible and integrated connectivity profile, whereas stronger connectivity of the medial geniculate body is associated with lower training ability. This finding suggests that successful learning relies less on an enhanced primary auditory pathway than on the efficiency of cortical integration and control circuits.

Finally, the ongoing comparative study in foxes from the Belyaev program will add a unique dimension to this work. By contrasting experimental domestication in foxes with natural domestication in dogs, it will become possible to identify general mechanisms through which behavioral selection reshapes sensory networks, and to determine which features observed in dogs reflect universal principles and which are species-specific.

Taken together, these studies contribute to a deeper understanding of how animal brains

evolve through close interaction with humans and position the dog as a privileged model for investigating domestication, interspecies communication, and the mechanisms underlying convergent evolution.

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for its support in the realization of this project. I am grateful to Dr. Erin Hecht, who supervised me on this project and warmly welcomed me into her laboratory, the Evolutionary Neuroscience Laboratory in the Department of Evolutionary Biology at Harvard University; to my colleague Sophie Barton, a PhD student, who carried out all MRI acquisitions; to all the dogs and their owners who volunteered their time and commitment for the behavioral testing and MRI scans; to the imaging center staff; and to the veterinarians involved. Finally, and of course, I thank Lulu, my small scientific assistant, always there to inspire my canine research and to provide unwavering emotional support.



Urolithine A : Une stratégie thérapeutique potentielle contre l'anxiété en ciblant les déficits mitochondriaux

David MALLET

Chercheur Postdoctoral, EPFL, Lausanne, Suisse

Résumé

Les troubles anxieux chroniques sont associés à des altérations neurobiologiques persistantes impliquant les circuits cortico-striataux. Des travaux récents suggèrent que la dysfonction mitochondriale constitue un déterminant central de ces altérations. Nous avons étudié l'effet de l'urolithine A (UA), un métabolite dérivé du microbiote intestinal connu pour stimuler la mitophagie, dans deux modèles précliniques d'anxiété chez le rat. L'administration chronique d'UA corrige sélectivement les comportements anxieux, restaure les signatures métaboliques mitochondriales dans le noyau accumbens et corrige les altérations synaptiques associées. Ces résultats identifient la régulation mitochondriale comme un levier mécanistique majeur dans les états anxieux.

Mots-clés :

Anxiété, Mitochondries, Noyau accumbens, Mitophagie, Plasticité synaptique

Urolithin A : A Potential Therapeutic Strategy Against Anxiety by Targeting Mitochondrial Deficits

Abstract

Chronic anxiety disorders are associated with persistent neurobiological alterations involving cortico-striatal circuits. Converging evidence suggests that mitochondrial dysfunction represents a central determinant of these alterations. We investigated the effects of Urolithin A (UA), a gut microbiota-derived metabolite known to stimulate mitophagy, in two preclinical rat models of anxiety. Chronic UA administration selectively attenuated anxiety-like behaviors, restored mitochondrial metabolic signatures in the nucleus accumbens, and rescued associated synaptic alterations. Together, these findings identify mitochondrial regulation as a key mechanistic lever in anxiety states.

Keywords:

Anxiety, Mitochondria, Nucleus accumbens, Mitophagy, Synaptic plasticity

Mitochondries et vulnérabilité anxieuse

L'anxiété pathologique représente une charge sanitaire considérable et demeure partiellement résistante aux approches pharmacologiques conventionnelles (1–3). Si les modèles neurobiologiques dominants ont historiquement privilégié les déséquilibres monoaminergiques, un corpus croissant de données indique que les altérations métaboliques neuronales contribuent de manière déterminante aux états émotionnels dysfonctionnels (4–7).

Les neurones sont des cellules hautement dépendantes de leur capacité bioénergétique. Leur activité synaptique soutenue, la propagation des potentiels d'action et le maintien des gradients ioniques exigent une production constante d'ATP. Les mitochondries ne se contentent cependant pas d'assurer cette production énergétique. Elles régulent également l'homéostasie calcique intracellulaire, la signalisation redox, l'apoptose et participent activement à la modulation de la plasticité synaptique (8–12).

La dynamique mitochondriale (processus régulé de fusion, fission et mitophagie) garantit le maintien d'un réseau mitochondrial fonctionnel. Des perturbations de ces mécanismes ont été associées à des phénotypes anxieux et dépressifs

dans différents modèles animaux (13–16). En particulier, une altération de la mitophagie peut entraîner l'accumulation de mitochondries dysfonctionnelles, compromettant la transmission synaptique et la stabilité des réseaux neuronaux. Ces observations suggèrent qu'un déficit de qualité mitochondriale pourrait fragiliser les circuits impliqués dans la régulation émotionnelle.

Le noyau accumbens (NAc) constitue un carrefour essentiel des réseaux motivationnels et affectifs (29–31). Cette structure striatale intègre des afférences glutamatergiques issues du cortex préfrontal et de l'hippocampe, ainsi que des projections dopaminergiques mésolimbiques. Les neurones épineux moyens (MSNs), qui en représentent la population majoritaire, jouent un rôle déterminant dans l'évaluation des contextes anxiogènes et dans l'adaptation comportementale. Des travaux antérieurs ont montré qu'une altération mitochondriale ciblée dans ces neurones suffit à induire des comportements anxieux, établissant un lien causal entre dynamique mitochondriale et régulation émotionnelle (17–19).

Effet comportemental sélectif de l'urolithine A

L'urolithine A (UA), métabolite issu de la transformation des ellagitannins alimentaires par le microbiote intestinal, a suscité un intérêt crois-

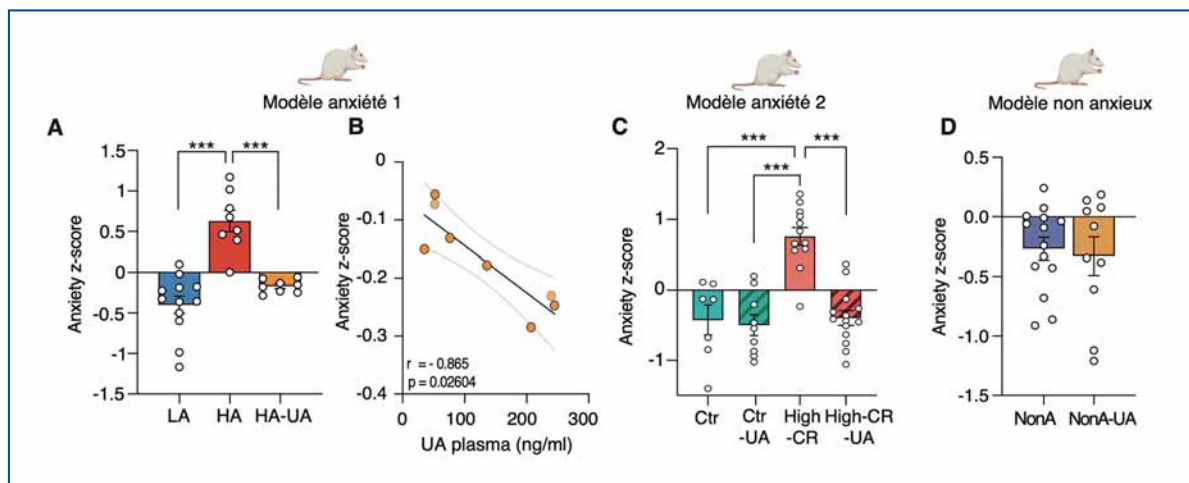


Figure 1 : Effet de l'urolithine A sur les comportements anxieux et corrélation avec les concentrations plasmatiques.

(A–C) L'administration chronique d'UA réduit significativement les comportements anxieux dans deux modèles précliniques d'anxiété. (B) L'amélioration comportementale est proportionnelle aux concentrations plasmatiques d'UA, suggérant une relation dose-effet. (D) L'UA n'induit aucune modification comportementale chez les animaux faiblement anxieux, indiquant une action correctrice spécifique des circuits dysfonctionnels plutôt qu'un effet anxiolytique généralisé.

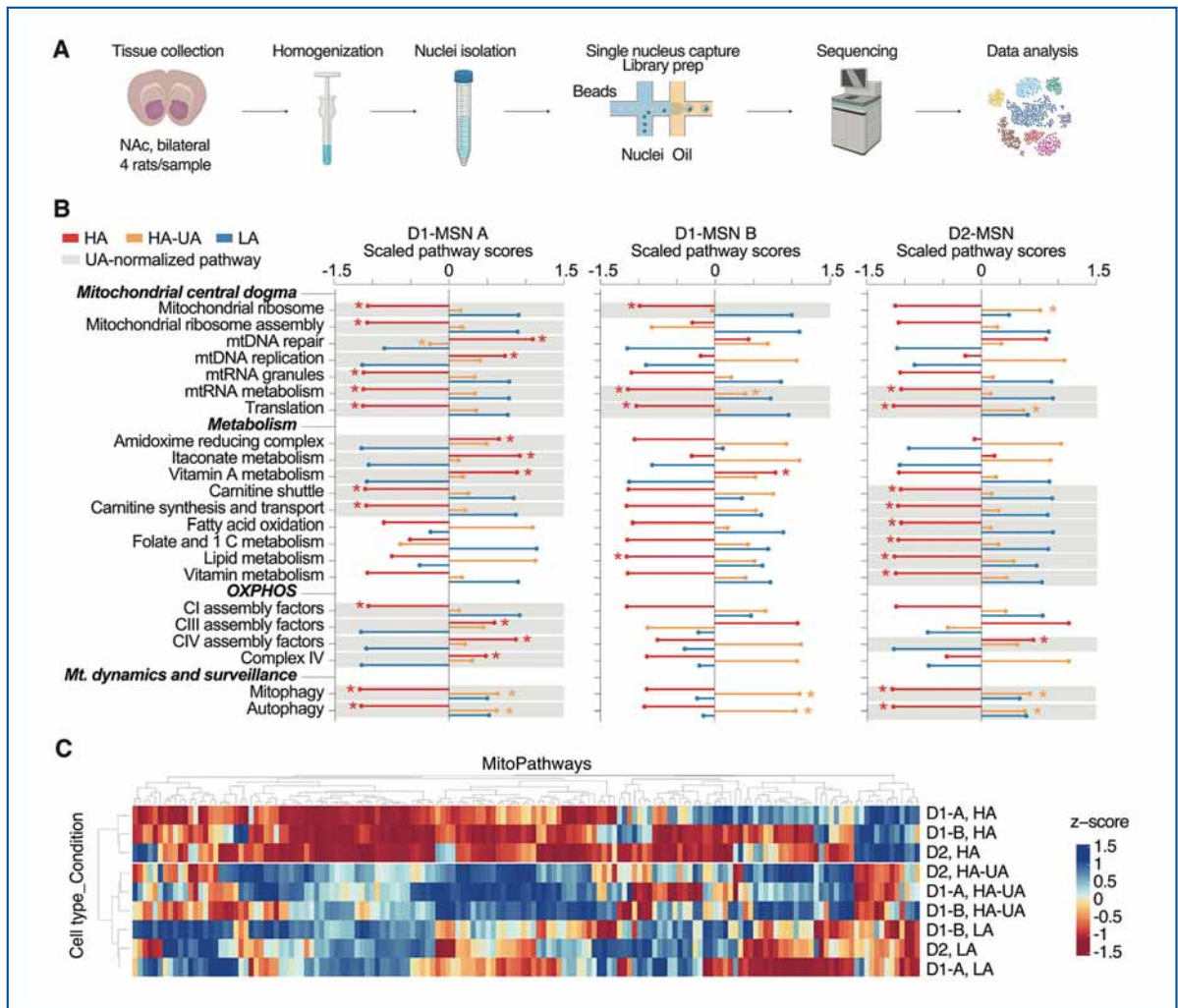


Figure 2 : Restauration des signatures mitochondriales dans le noyau accumbens après traitement par urolithine A.

(A) Schéma de l'approche transcriptomique à résolution unicellulaire réalisée dans le noyau accumbens (NAC). (B) Les neurones épineux moyens (MSNs) des animaux anxieux présentent une dérégulation coordonnée de plusieurs voies mitochondriales impliquées dans la production d'énergie, la biogenèse et la mitophagie. Le traitement par UA normalise ces signatures transcriptionnelles (rectangle gris). (C) Les profils mitochondriaux des animaux traités convergent vers ceux des animaux non anxieux. Cette restauration concerne un ensemble intégré de processus bioénergétiques, suggérant une amélioration globale de l'homéostasie mitochondriale.

sant en raison de sa capacité à stimuler la mitophagie et à améliorer la qualité mitochondriale (20–26). Des études cliniques ont par ailleurs démontré sa bonne tolérance et son innocuité chez l'humain (27,28), ce qui en fait un candidat thérapeutique particulièrement attractif.

Dans deux modèles complémentaires d'anxiété élevée (l'un reposant sur une variation naturelle de trait, l'autre sur une sélection génétique pour

hyperréactivité au stress) l'administration chronique d'UA pendant huit semaines induit une réduction robuste des comportements anxieux. Les animaux traités présentent une augmentation du temps passé dans les zones anxiogènes des différents paradigmes comportementaux et une diminution de la latence d'exploration d'objets nouveaux, traduisant une réduction de l'évitement anxieux (Figure 1A-C). De plus, cette réduction

tion du niveau d'anxiété est corrélée au niveau d'UA dans le sang (Figure 1B). L'activité locomotrice globale demeure inchangée, excluant un effet stimulant non spécifique.

Fait particulièrement notable, l'UA n'altère pas le comportement des animaux faiblement anxieux (Figure 1D). Cette spécificité suggère que son action ne correspond pas à un effet anxiolytique généralisé, mais plutôt à une normalisation de circuits préalablement dysfonctionnels. Cette propriété distingue l'UA des anxiolytiques classiques, dont l'action peut s'accompagner d'effet indésirables.

Normalisation des signatures mitochondriales dans le noyau accumbens

Afin d'identifier les mécanismes cellulaires sous-jacents, une analyse transcriptomique à résolution unicellulaire a été réalisée dans le NAc (Figure 2A). Les MSNs des animaux anxieux présentent une dysrégulation coordonnée de multiples voies mitochondriales, incluant les programmes de biogenèse mitochondriale, la phosphorylation oxydative, le cycle de l'acide tricarboxylique et les voies de surveillance et de recyclage mitochondrial (Figure 2B).

Parmi ces altérations, la voie de la mitophagie apparaît particulièrement affectée. Cette perturbation suggère une accumulation de mitochondries dysfonctionnelles susceptible d'altérer durablement la transmission synaptique. L'UA normalise ces dérégulations (Figure 2B) et l'analyse par regroupement fonctionnel des gènes mitochondriaux révèle que les profils transcriptionnels des animaux traités par UA convergent vers ceux des animaux non anxieux, indiquant une restauration systémique de l'homéostasie mitochondriale (Figure 2C).

Cette normalisation ne se limite pas à une voie isolée, mais concerne un ensemble coordonné de processus bioénergétiques et de régulation qualitative, renforçant l'idée que l'UA agit sur l'intégrité globale du réseau mitochondrial.

Couplage mitochondrie-synapse : restauration structurale et fonctionnelle

Les altérations mitochondriales observées chez les animaux anxieux s'accompagnent de modifications structurales et fonctionnelles des MSNs (Figure 3). Une altération de la transmission excitatrice miniature (Figure 3A) ainsi qu'une réduction de la taille des dendrite et de la densité des épines dendritiques est observée

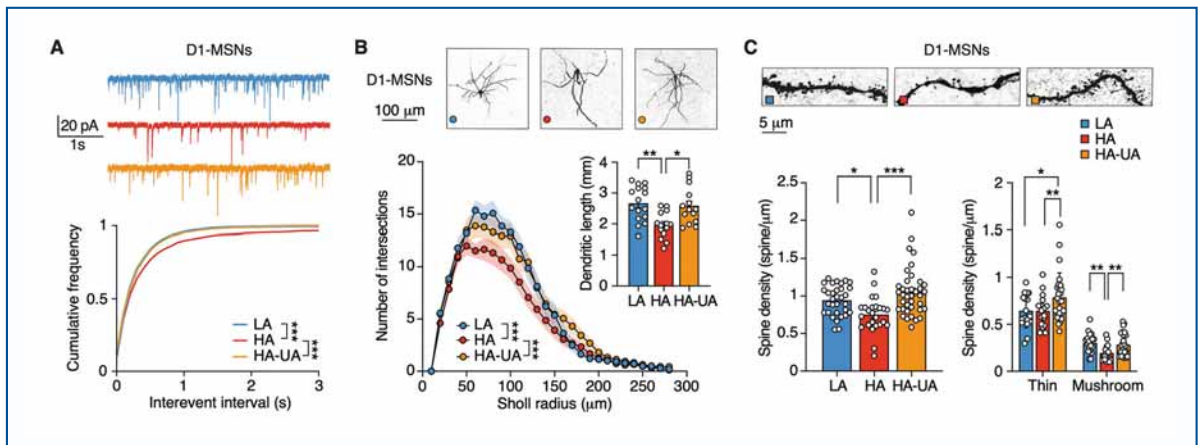


Figure 3 : Couplage mitochondrie-synapse : restauration structurale et fonctionnelle des neurones du noyau accumbens.

(A) Enregistrements représentatifs des courants synaptiques excitateurs miniatures dans les neurones épineux moyens du noyau accumbens. Les animaux anxieux présentent une altération de la transmission excitatrice, traduisant une diminution de l'efficacité synaptique. Le traitement chronique par urolithine A rétablit des paramètres électrophysiologiques comparables à ceux observés chez les animaux non anxieux. (B) Analyse morphologique de la complexité dendritique, accompagnée d'images représentatives des arborisations neuronales. (C) Quantification de la densité des épines dendritiques. Une diminution du nombre d'épines est observée chez les animaux anxieux, indiquant une perte de synapses excitatrices. Le traitement par urolithine A restaure la densité d'épines vers des niveaux comparables à ceux des animaux non anxieux, consolidant le lien entre qualité mitochondriale et plasticité synaptique.

(Figure 3B-C), suggérant une diminution de l'efficacité synaptique.

Le traitement par UA restaure la complexité dendritique et normalise la fréquence des courants synaptiques excitateurs. Cette récupération indique que l'amélioration de la qualité mitochondriale se traduit par une restauration fonctionnelle des circuits glutamatergiques (Figure 3). La restauration de l'expression de Mfn2, protéine clé de la fusion mitochondriale précédemment impliquée dans la régulation anxieuse (17,18), renforce l'hypothèse selon laquelle la dynamique mitochondriale constitue un point nodal reliant métabolisme cellulaire et plasticité synaptique.

Vers une approche mécanistique des troubles anxieux

Au-delà de l'anxiété, ces données contribuent à une conception des troubles psychiatriques comme désordres partiellement enracinés dans des perturbations bioénergétiques neuronales. La possibilité de moduler ces processus par des interventions ciblant la dynamique mitochondriale ouvre des perspectives thérapeutiques nouvelles, fondées sur la restauration de la qualité organellaire plutôt que sur la modulation symptomatique des neurotransmetteurs.

Remerciements

Les auteurs remercient la Fondation Fyssen pour son soutien financier à ce projet. Nous remercions également la société Amazentis pour la fourniture de l'urolithine A ainsi que pour la réalisation des analyses des concentrations plasmatiques. Enfin, nous exprimons notre gratitude envers les plateformes technologiques et les infrastructures de l'École polytechnique fédérale de Lausanne (EPFL), dont le soutien a été essentiel à la réalisation de cette étude.

Références

- Craske MG, Stein MB, Eley TC, Milad MR, Holmes A, Rapee RM, Wittchen HU (2017) : Anxiety disorders. *Nat Rev Dis Primers* 3 :17024.
- Bandelow B, Michaelis S (2015) : Epidemiology of anxiety disorders in the 21st century. *Dial Clin Neurosci* 17 :327–335.
- Baxter AJ, Scott KM, Vos T, Whiteford HA (2013) : Global prevalence of anxiety disorders : A systematic review and meta-regression. *Psychol Med* 43 :897–910.
- Todorova V, Blokland A (2017) : Mitochondria and synaptic plasticity in the mature and aging nervous system. *Curr Neuropharmacol* 15 :166–173.
- Carreras-Sureda A, Kroemer G, Cardenas JC, Hetz C (2022) : Balancing energy and protein homeostasis at ER-mitochondria contact sites. *Sci Signal* 15 :eabm7524.
- López-Doménech G, Kittler JT (2023) : Mitochondrial regulation of local supply of energy in neurons. *Curr Opin Neurobiol* 81 :102747.
- Crockett A, Hollis F (2024) : Brain mitochondria in behavior : More than a powerhouse. *Trends Endocrinol Metab* 35 :1–3.
- Ülgen DH, Ruigrok SR, Sandi C (2023) : Powering the social brain : Mitochondria in social behaviour. *Curr Opin Neurobiol* 79 :102675.
- Picard M, McEwen BS (2014) : Mitochondria impact brain function and cognition. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111 :7–8.
- Daniels TE, Olsen EM, Tyrka AR (2020) : Stress and psychiatric disorders : The role of mitochondria. *Annu Rev Clin Psychol* 16 :165–186.
- Filiou MD, Sandi C (2019) : Anxiety and brain mitochondria : A bidirectional crosstalk. *Trends Neurosci* 42 :573–588.
- Chioino A, Sandi C (2024) : The emerging role of brain mitochondria in fear and anxiety. *Curr Top Behav Neurosci*. [published online Nov 7].

• Hollis F, van der Kooij MA, Zanoletti O, Lozano L, Cantó C, Sandi C (2015) : Mitochondrial function in the brain links anxiety with social subordination. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112 :15486–15491.

• Gebara E, Zanoletti O, Ghosal S, Grosse J, Schneider BL, Knott G, et al. (2021) : Mitofusin-2 in the nucleus accumbens regulates anxiety and depression-like behaviors through mitochondrial and neuronal actions. *Biol Psychiatry* 89 :1033–1044.

• Ghosal S, Gebara E, Ramos-Fernández E, Chioino A, Grosse J, Guillot de Suduiraut IG, et al. (2023) : Mitofusin-2 in nucleus accumbens D2-MSNs regulates social dominance and neuronal function. *Cell Rep* 42 :112776.

• Ryu D, Mouchiroud L, Andreux PA, Katsyuba E, Moullan N, Nicolet-dit-Félix AA, et al. (2016) : Urolithin A induces mitophagy and prolongs lifespan in *C. elegans* and increases muscle function in rodents. *Nat Med* 22 :879–888.

• D'Amico D, Andreux PA, Valdés P, Singh A, Rinsch C, Auwerx J (2021) : Impact of the natural compound urolithin A on health, disease, and aging. *Trends Mol Med* 27 :687–699.

• Jiménez-Loygorri JI, Villarejo-Zori B, Viedma-Poyatos Á., Zapata-Muñoz J, Benítez-Fernández R, Frutos-Lisón MD, et al. (2024) : Mitophagy curtails cytosolic mtDNA-dependent activation of cGAS/STING inflammation during aging. *Nat Commun* 15 :830.

• Girotra M, Chiang Y-H, Charmoy M, Ginefra P, Hope HC, Bataclan C, et al. (2023) : Induction of mitochondrial recycling reverts age-associated decline of the hematopoietic and immune systems. *Nat Aging* 3 :1057–1066.

• Ma S, Wu Q, Wu W, Tian Y, Zhang J, Chen C, et al. (2024) : Urolithin A hijacks ERK1/2-ULK1 cascade to improve CD8⁺ T cell fitness for antitumor immunity. *Adv Sci (Weinh)* 11 :e2310065.

• Hou Y, Chu X, Park J-H, Zhu Q, Hussain M, Li Z, et al. (2024) : Urolithin A improves Alzheimer's disease cognition and restores mitophagy and lysosomal functions. *Alzheimers Dement* 20 :4212–4233.

• Jiménez-Loygorri JI, Viedma-Poyatos Á., Gómez-Sintes R, Boya P (2024) : Urolithin A promotes p62-dependent lysophagy to prevent

acute retinal neurodegeneration. *Mol Neurodegener* 19 :49.

• Andreux PA, Blanco-Bose W, Ryu D, Burdet F, Ibberson M, Aebischer P, et al. (2019) : The mitophagy activator urolithin A is safe and induces a molecular signature of improved mitochondrial and cellular health in humans. *Nat Metab* 1 :595–603.

• Singh A, D'Amico D, Andreux PA, Fouassier AM, Blanco-Bose W, Evans M, et al. (2022) : Urolithin A improves muscle strength, exercise performance, and biomarkers of mitochondrial health in a randomized trial in middle-aged adults. *Cell Rep Med* 3 :100633.

• Calhoon GG, Tye KM (2015) : Resolving the neural circuits of anxiety. *Nat Neurosci* 18 :1394–1404.

• Burkhouse KL, Jimmy J, Defelice N, Klumpp H, Ajilore O, Hosseini B, et al. (2020) : Nucleus accumbens volume as a predictor of anxiety symptom improvement following CBT and SSRI treatment in two independent samples. *Neuropsychopharmacology* 45 :561–569.

Mitochondria and Anxiety Vulnerability

Pathological anxiety represents a major public health burden and remains only partially responsive to conventional pharmacological interventions (1–3). Although dominant neurobiological models have historically emphasized monoaminergic imbalances, a growing body of evidence indicates that neuronal metabolic alterations contribute decisively to dysfunctional emotional states (4–7).

Neurons are highly dependent on sustained bioenergetic capacity. Continuous synaptic activity, action potential propagation, and maintenance of ionic gradients require constant ATP production. Beyond energy generation, however, mitochondria regulate intracellular calcium homeostasis, redox signaling, apoptotic pathways, and actively contribute to the modulation of synaptic plasticity (8–12).

Mitochondrial dynamics — encompassing the tightly regulated processes of fusion, fission, and mitophagy — ensure the preservation of a functional mitochondrial network. Disruptions of these mechanisms have been associated with anxiety- and depression-like phenotypes in several animal models (13–16). In particular,

impaired mitophagy may lead to the accumulation of dysfunctional mitochondria, thereby compromising synaptic transmission and destabilizing neuronal networks. Such alterations suggest that deficits in mitochondrial quality control may weaken circuits involved in emotional regulation.

The nucleus accumbens (NAc) represents a key node within motivational and affective networks (29–31). This striatal structure integrates glutamatergic inputs from the prefrontal cortex and hippocampus with mesolimbic dopaminergic projections. Medium spiny neurons (MSNs), the principal neuronal population of the NAc, play a central role in evaluating anxiogenic contexts and shaping behavioral adaptation. Previous studies have demonstrated that targeted mitochondrial alterations in these neurons are sufficient to induce anxiety-like behaviors, establishing a causal link between mitochondrial dynamics and emotional regulation (17–19).

Selective Behavioral Effects of Urolithin A

Urolithin A (UA), a metabolite generated through the transformation of dietary ellagitannins by the gut microbiota, has attracted increasing attention due to its capacity to stimulate

mitophagy and enhance mitochondrial quality (20–26). Clinical investigations have demonstrated its safety and tolerability in humans (27,28), supporting its potential as a therapeutic candidate.

In two complementary models of heightened anxiety – one based on natural trait variation and the other on genetic selection for stress hyper-responsiveness – chronic UA administration over eight weeks produced a robust reduction in anxiety-like behaviors. Treated animals exhibited increased exploration of anxiogenic zones across behavioral paradigms and reduced latency to investigate novel objects, reflecting diminished avoidance behavior (Figure 1A–C). Moreover, the magnitude of behavioral improvement correlated with circulating UA concentrations (Figure 1B). Overall locomotor activity remained unchanged, excluding nonspecific stimulant effects.

Importantly, UA did not modify behavior in low-anxiety animals (Figure 1D). This absence of effect indicates that UA does not act as a generalized anxiolytic agent, but rather exerts a corrective influence on circuits that are functionally dysregulated. Such state-dependent specificity distinguishes UA from classical anxiolytics, whose actions may be accompanied by undesirable side effects.

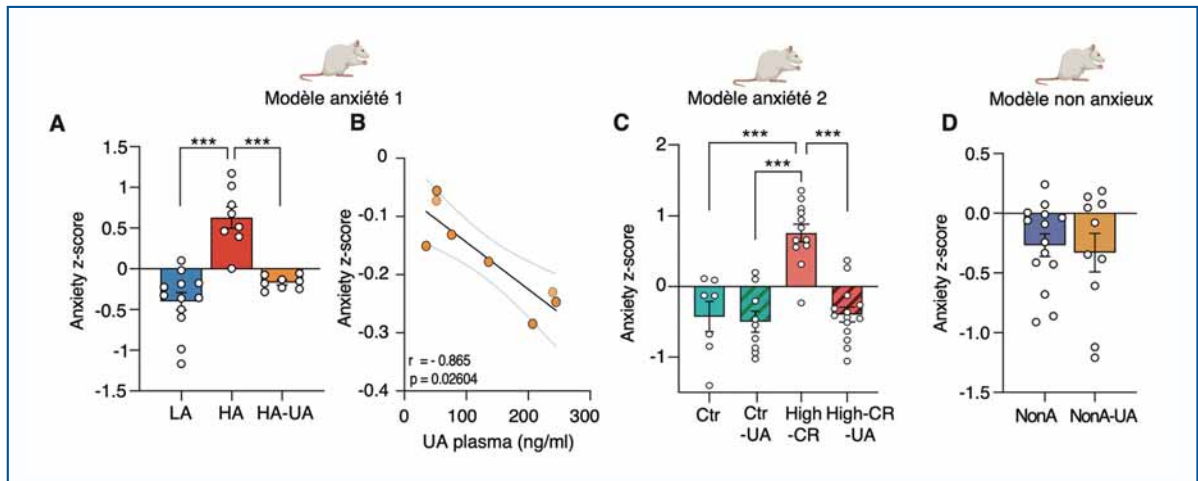


Figure 1: Effect of Urolithin A on Anxiety-Like Behaviors and Correlation With Plasma Concentrations

(A–C) Chronic UA administration significantly reduces anxiety-like behaviors in two preclinical models of anxiety.

(B) Behavioral improvement scales with plasma UA concentrations, suggesting a dose–response relationship.

(D) UA does not alter behavior in low-anxiety animals, indicating a selective corrective action on dysfunctional circuits rather than a generalized anxiolytic effect.

Restoration of Mitochondrial Signatures in the Nucleus Accumbens

To elucidate the cellular mechanisms underlying these behavioral effects, single-nucleus transcriptomic analyses were conducted in the NAc (Figure 2A). MSNs from anxious animals displayed coordinated dysregulation of multiple mitochondrial pathways, including programs related to mitochondrial biogenesis, oxidative phosphorylation, the tricarboxylic acid

cycle, and mitochondrial surveillance and recycling (Figure 2B).

Among these alterations, mitophagy-related pathways appeared particularly disrupted. Such impairment suggests the accumulation of dysfunctional mitochondria capable of persistently altering synaptic transmission. UA treatment normalized these dysregulated pathways (Figure 2B), and functional clustering of mitochondrial genes revealed that transcriptional profiles in UA-treated ani-

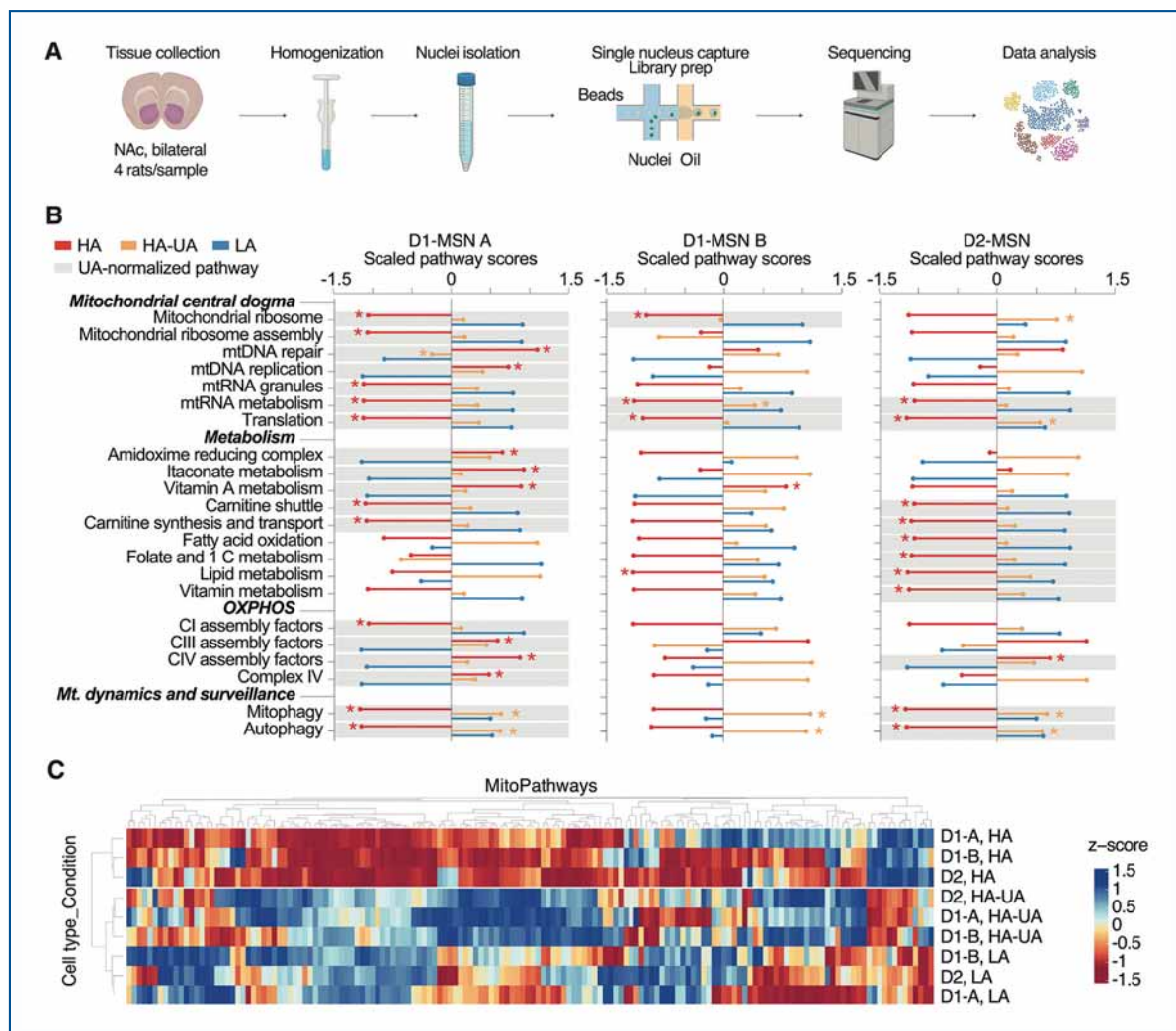


Figure 2: Restoration of Mitochondrial Signatures in the Nucleus Accumbens Following Urolithin A Treatment

(A) Schematic representation of the single-nucleus transcriptomic approach performed in the nucleus accumbens (NAc). (B) MSNs from anxious animals show coordinated dysregulation of mitochondrial pathways involved in energy production, biogenesis, and mitophagy. UA treatment normalizes these transcriptional signatures (grey rectangle). (C) Mitochondrial profiles of treated animals converge toward those of non-anxious controls, reflecting systemic restoration of mitochondrial homeostasis.

imals converged toward those of non-anxious controls, consistent with a restoration of mitochondrial homeostasis (Figure 2C).

This normalization extended beyond a single pathway and involved a coordinated set of bioenergetic and quality-control processes, reinforcing the notion that UA acts on the overall integrity of the mitochondrial network.

Mitochondria–Synapse Coupling : Structural and Functional Restoration

Mitochondrial alterations observed in anxious animals were accompanied by structural and functional modifications in MSNs (Figure 3). Impaired miniature excitatory transmission (Figure 3A), together with reduced dendritic size and decreased dendritic spine density (Figure 3B–C), indicated diminished synaptic efficiency.

UA treatment restored dendritic complexity and normalized the frequency of excitatory synaptic currents. This recovery suggests that improvements in mitochondrial quality translate into functional restoration of glutamatergic circuits (Figure 3).

In addition, reinstatement of Mfn2 expression – a key mitochondrial fusion protein previously implicated in anxiety regulation (17,18) – further supports the idea that mitochondrial dynamics represent a nodal mechanism linking cellular metabolism to synaptic plasticity.

“These findings support an integrative model in which mitochondrial dysfunction compromises the capacity of NAc neurons to sustain efficient synaptic transmission, thereby facilitating the behavioral expression of anxiety. Pharmacological stimulation of mitophagy appears sufficient to reverse these alterations, positioning mitochondria as a critical interface between cellular metabolism and emotional regulation.”

Toward a Mechanistic Approach to Anxiety Disorders

Beyond anxiety, these data contribute to a broader conceptualization of psychiatric disorders as conditions partially rooted in neuronal bioenergetic disturbances. Targeting mitochondrial dynamics may thus repre-

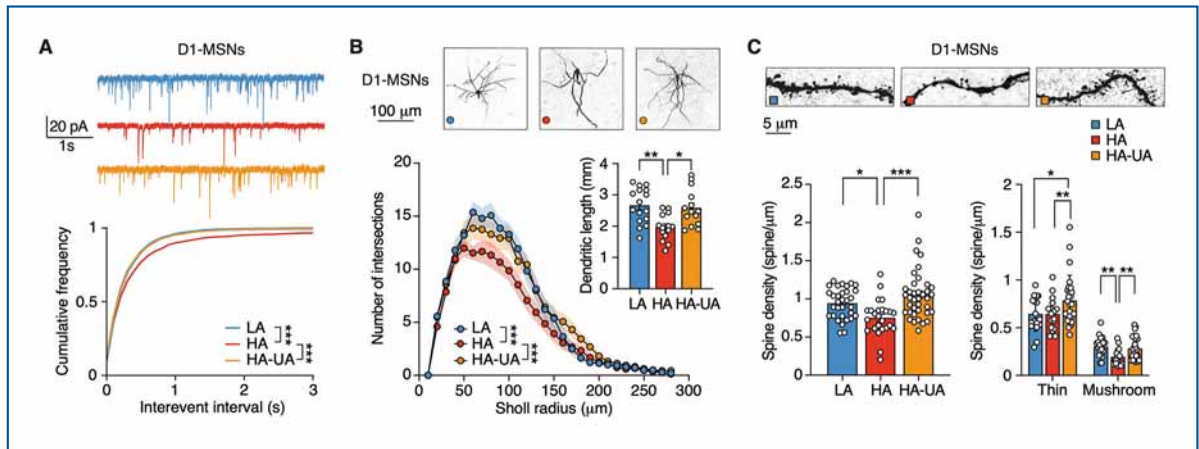


Figure 3: Mitochondria–Synapse Coupling : Structural and Functional Restoration of Nucleus Accumbens Neurons

(A) Representative recordings of miniature excitatory synaptic currents in medium spiny neurons of the nucleus accumbens. Anxious animals display impaired excitatory transmission, reflecting reduced synaptic efficiency. Chronic UA treatment restores electrophysiological parameters comparable to those observed in non-anxious animals. (B) Morphological analysis of dendritic complexity, accompanied by representative images of neuronal arborization. (C) Quantification of dendritic spine density. A reduction in spine number is observed in anxious animals, indicating loss of excitatory synapses. UA treatment restores spine density toward levels observed in non-anxious animals, reinforcing the link between mitochondrial quality and synaptic plasticity.

sent a mechanism-driven therapeutic strategy aimed at restoring cellular integrity rather than solely modulating neurotransmitter systems.

Acknowledgments

The authors gratefully acknowledge the Fondation Fyssen for financial support of this pro-

ject. We also thank Amazentis for providing Urolithin A and for performing plasma concentration analyses. Finally, we acknowledge the technological platforms and research infrastructure of the École polytechnique fédérale de Lausanne (EPFL), whose support was instrumental in conducting this study.



Innovations et traditions techniques au Middle Stone Age en Afrique australe. Les industries lithiques de l'Early Howiesons Poort du site de Diepkloof Rock Shelter (Western Cape, Afrique du Sud)

Pierre-Antoine BEAUVAIS

Chercheur associé

UMR 5608 Traces, Toulouse (France)

Archaeology Department University of Cape Town (Afrique du Sud).

Résumé

Cette étude traite des productions techniques du Middle Stone Age d'Afrique australe à partir de l'analyse d'un ensemble lithique de l'Howiesons Poort sur le site de Diepkloof Rockshelter (Western Cape, Afrique du Sud). L'étude techno-typologique des industries lithiques de 4 unités archéologiques datées de la fin de l'OIS 5 met en évidence des stratégies de sélection et de transformation des roches à grain fin par le traitement thermique et par la taille, dans l'objectif de produire des outils à bords tranchants et des microlithes à bord abattu. Ces résultats viennent souligner l'apparition précoce de traditions techniques bien maîtrisées dans la fabrication et l'usage de lames en silicrète, préluant à leur développement durant les phases classiques de l'Howiesons Poort. La recherche des facteurs et des mécanismes liés à ces évolutions techniques retrace une longue dynamique de transmission des technologies lithiques sur matériaux à grain fin au cours du Middle Stone Age, démontrant l'existence de solutions adaptatives continues par les groupes de chasseurs-cueilleurs-collecteurs de la région du Cap.

Mots-clés :

Middle Stone Age, Afrique du Sud, industrie lithique, Howiesons Poort.

Technical Traditions and Innovation in the Middle Stone Age of Southern Africa : The Early Howiesons Poort Lithic Assemblages from Diepkloof Rockshelter, Western Cape (South Africa).

Abstract

This study examines technological patterns in the southern African Middle Stone Age through analysis of a lithic assemblage attributed to the Howiesons Poort at Diepkloof Rockshelter (Western Cape, South Africa). A techno-typological analysis of the lithic industry from four stratigraphic units, dated to the end of the MIS 5, reveals strategies for the selection and transformation of fine-grained raw materials, notably through heat treatment and reduction sequences. These processes were directed toward the production of tools as well as backed pieces. The results highlight the early emergence of advanced technical traditions associated with the production and use of elongated blanks in fine-grained rocks, predating their more widespread development during the subsequent phases of the Howiesons Poort. Furthermore, the investigation of the factors and mechanisms underlying these technological developments emphasizes a long-term trajectory in the transmission of lithic technologies on fine-grained raw materials throughout the Middle Stone Age, thereby demonstrating the persistence of adaptive strategies among homo sapiens groups in the Cape region.

Keywords:

Middle Stone Age, South Africa, Lithic industry, Howiesons Poort.

Introduction

Les sociétés humaines du Middle Stone Age (MSA) d'Afrique australe se caractérisent entre 120 et 30 ka BP, par l'explosion de comportements techniques et symboliques intégrés au répertoire des premiers *homo sapiens* (Meillars & Stringer, 1989 ; Klein, 1995 ; McBrearty, & Brooks, 2000). Ces changements progressifs dans la culture matérielle s'observent graduellement et de manière arythmique dès l'OIS 5 en Afrique du Sud et sont révélateurs d'une complexité comportementale au sein des populations humaines. Ces innovations sont caractérisés par l'usage courant de matières premières siliceuses à grain fin dans la fabrication d'outils, le traitement thermique de ces matériaux, l'application de la technique de la pression, le recours à l'industrie osseuse, la fabrication d'adhésifs pour l'emmanchement des outils, le développement de technologies de projectiles, l'utilisation croissante de l'ocre rouge, la perforation des coquillages comme éléments d'ornementation et la répétition de symboles abstraits par la gravure (e.g. Henshilwood et al., 2002 ; Henshilwood, 2012). Les moteurs de ces changements, perçus à travers des habilités cognitives nouvelles, intègrent de nouvelles dynamiques démographiques et des facteurs d'émergence multiples. La transmission culturelle par effet cumulatif constitue un scénario explicatif permettant de démontrer la diffusion de ces nouveaux traits culturels (D'Errico & Collagé, 2018), qui se traduisent de manière diversifiée et non synchrones en Afrique du Sud durant le MSA. Les facteurs d'émergence de ces comportements font appel à des stratégies d'adaptation en réponse à de nouveaux besoins, intégrant des paramètres environnementaux et sociétaux, notamment marqués par des milieux favorables et une interconnectivité plus forte des groupes humains durant cette période.

Les changements techniques évoqués sont particulièrement documentés durant le MSA d'Afrique du Sud à travers les technocomplexes du Still Bay (SB) et de l'Howiesons Poort (HP), qui constituent le creuset d'innovation de ces nouvelles pratiques (Henshilwood, 2012). Alors que de nouvelles traditions techniques se développent dès l'OIS 5 en Afrique du Sud, le technocomplexe de l'Howiesons Poort, qui se développe entre environ 105 ka et 50 ka BP (Tribolo et al., 2013),

raisonne avec ce foisonnement culturel et marque l'explosion classique de ces innovations. Ce technocomplexe occupe une place heuristique pour le MSA, parce qu'il documente à partir de nombreux sites l'essor de nouvelles expressions techniques et symboliques (Texier et al., 2010). Au regard de l'industrie lithique, ces traditions sont caractérisées par un débitage de lames pour la production de supports d'outils géométriques à bord abattu par retouche abrupte, destinés à être emmanchés. Ce courant technique, qui s'intègre au sein des différentes innovations de culture matérielle dès l'OIS 5, met l'accent sur l'adoption de nouvelles stratégies d'acquisition des matières premières à grain fin à longue distance, indiquant une planification des besoins et des dynamiques d'échange entre groupes humains.

Si l'Howiesons Poort constitue une phase iconique du MSA africain, il demeure néanmoins méconnu dans ses premières expressions techniques. La séquence de Diepkloof a permis documenter une phase ancienne (Early HP) charnière entre le Still Bay et l'Howiesons Poort classique (Porraz et al., 2013 ; Igreja & Porraz, 2013 ; Tribolo et al., 2013), dont les caractères techniques sont reconnus également sur d'autres sites comme à Pinnacle Point 5-6 (Jacobs et al., 2025). Aujourd'hui, ce sont les sites de la région du Cap qui documentent ces premières expressions techniques, qu'on reconnaît plus tardivement, succédant aux traditions Still Bay dans d'autres régions. Sur le modèle de la séquence de Diepkloof, l'Howiesons Poort se décline en plusieurs phases et couvre près de 50 ka. Si ce phasage introduit plus de nuance dans la chronologie, il est aujourd'hui révélateur d'une complexité régionale, mettant l'accent sur l'arythmie des phénomènes culturels durant le MSA (Conard et Porraz, 2015). À ce titre, les travaux actuels portant sur la chronologie et les rythmes du changement dans les traditions techniques du MSA, signalent des évolutions progressives sous forme régionalisée au sud du continent africain. Par ailleurs, si ce technocomplexe constitue une unité de classification archéologique composée de traits culturels similaires reconnus en diachronie, le degré d'homogénéité technique au sein de ce technocomplexe et, par extension, d'évolution culturelle au sein des groupes humains est régulièrement mis à l'épreuve. En définitive, évaluer les rythmes du changement dans les innovations techniques et la diversité

des traditions de l'Howiesons Poort comparé aux autres traditions techniques du MSA comme le Still Bay, demeure un des enjeux actuels de la recherche.

L'étude des ensembles lithiques de l'Early Howiesons Poort du site de Diepkloof Rock Shelter (Western Cape, Afrique du Sud ; fig. 1) permet d'alimenter ces problématiques, dans l'objectif de documenter les premières occurrences de ces traditions techniques et les mécanismes sous-jacents à leur évolution. Diepkloof est une séquence princeps, qui par son ampleur et la qualité de son enregistrement, documente la majeure partie du MSA d'Afrique du Sud, de l'OIS 5 à l'OIS 3 (Texier et al., 2010 ; Parkington et al., 2013 ; Porraz et al., 2013). Le site fouillé de manière continue ces 20 dernières années, a livré des ensembles mobiliers exceptionnels dont des œufs d'autruche gravés (Texier et al., 2013), qui démontrent la richesse du mobilier archéologique et une excellente conservation des vestiges. Le terme « Early Howiesons Poort », reflète un panel d'innovations techniques préalablement identifié au sein de l'Howiesons Poort dans de nombreux sites mais reconnu chronologiquement plus tôt à Diepkloof. Ces changements techniques dans la fabrication de l'outillage lithique apparaissent autour de 105 et 95 ka BP, à travers les unités Kerry et Kenny (Tribolo et al., 2013). Le second modèle chronologique proposé par Jacobs et al. (Jacobs et al., 2008 ; Jacobs & Roberts, 2017) et largement utilisé par une partie de la communauté scientifique, date ces occurrences entre 65 et 70 ka BP. Malgré ces limites du cadre radiométrique, Diepkloof est aujourd'hui le site le plus approprié pour traiter cette émergence précoce, étant donné l'ampleur et la précision des enregistrements archéologiques tout au long de la séquence, qui inclut plusieurs niveaux MSA montrant des discontinuités techniques.

L'étude technologique des industries de pierre taillée issue des ensembles de l'Early HP a permis : (1) de comprendre la teneur des évolutions techniques et mesurer leur succession vis-à-vis d'autres ensembles au sein du même site ; (2) proposer une définition des premières traditions techniques lithiques de l'Howiesons Poort. (3) Enfin, ces résultats permettent de mesurer l'importance des changements à travers les dynamiques d'innovation et de comportement techniques des groupes MSA d'Afrique du Sud,

dans l'objectif de définir des lignes de forces dans l'émergence de la complexité comportementale et des schémas universels de transmission culturelle sur la longue durée.

Matériel et méthodes

Les ensembles lithiques étudiés au départ de cette enquête correspondent aux unités de la phase Early HP fouillées sur 4 m² (unité Kegan, Kerry, Kenny, Kate, Julia, Jess) à travers les dépôts du MSA qui constituent la majeure partie du remplissage de l'abri. L'individualisation de ces unités vis à vis des niveaux sous-jacents de tradition lithique du Still Bay, à pièces bifaciales (unité Larry), est basé sur la présence d'un changement technique dans les schémas de fabrication de l'outillage. Ces éléments sont également associés à la présence d'œufs d'autruche gravés dans les unités les plus récentes (Texier et al., 2013). Une différenciation dans les modes de production lithique est aussi effectuée vis-à-vis des niveaux sus-jacents, dont un niveau intermédiaire présente une chaîne opératoire de débitage spécifique (unité MSA-Jack). Les autres ensembles nommés Intermediate HP, comprenant une industrie laminaire sur matériaux à grain fin associée à des outils lithiques classiques de l'Howiesons Poort tels que des coches et des microlithes à dos.

L'étude de 6694 pièces lithiques issues de 4 unités stratigraphiques (Kerry, Kenny, Kate, Julia) a intégré un diagnostic taphonomique portant sur la reconnaissance d'états d'altération sur la surface des pièces, postérieurs à l'utilisation et l'abandon des objets sur le site. Les données géoarchéologiques portant sur l'étude des dépôts sédimentaires signalent des niveaux archéologiques fortement anthropisés (Miller et al., 2013), révélant une succession de nappes de vestiges qui résulte d'activités humaines multiples, caractérisées par un fort impact des activités de combustion, provoquées par l'occupation ou l'abandon du site. De multiples remontages de pièces lithiques effectués au sein des unités étudiées viennent renforcer un constat d'homogénéité de ces dépôts. Un tri macroscopique des matières premières a permis de documenter les stratégies de sélection et de provenance sur le site depuis une spectre régional à local. L'analyse technologique des objets a été réalisée à partir de méthodes classiques d'étude des ensembles lithiques inspirée de l'École de technologie fran-

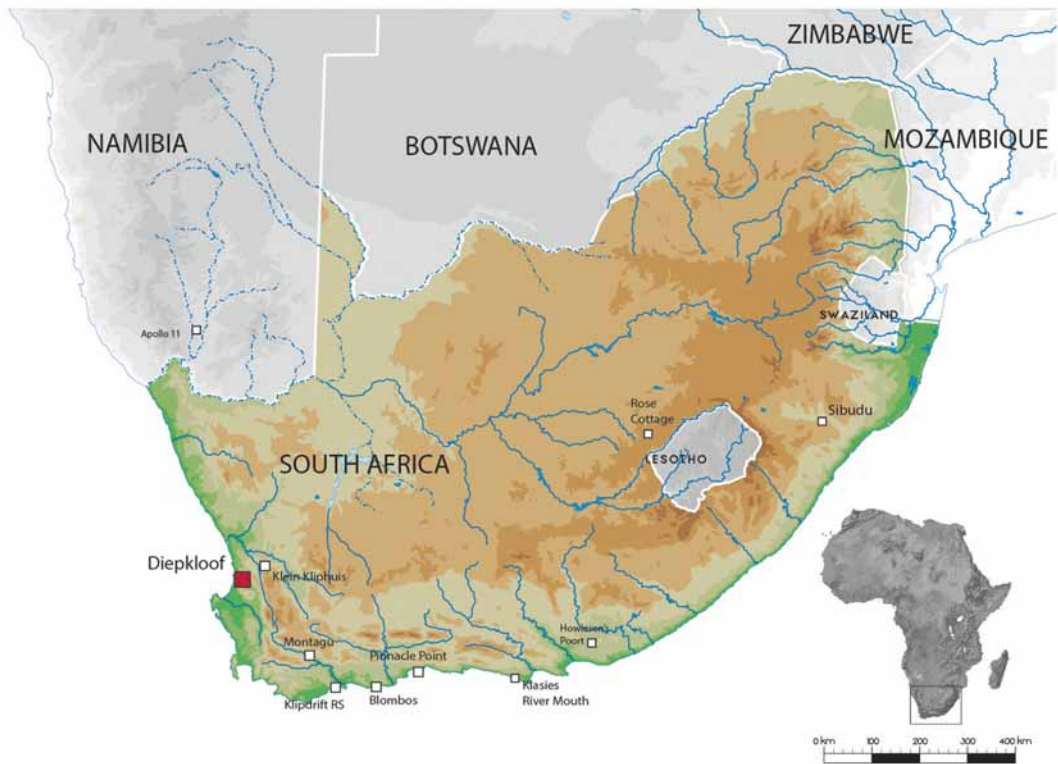


Figure 1 - Carte montrant la localisation du site et les autres sites de l'Howiesons Poort mentionnés dans le texte ; photo du site de Diepkloof RS (photo P.-A. Beauvais)..

çaise, et largement appliquée dans les contextes sud-africains (Soriano et al., 2007). L'étude technologique des modes de fabrication de l'outillage a été complétée par une reconnaissance des proxys du traitement thermique sur les silcrètes, en suivant une méthode d'observation des états de surface antérieurs et postérieurs à la chauffe (Schmidt et al., 2015 ; Delagnes et al., 2016).

Résultats

Origine et sélection des matières premières lithiques.

Les matières premières sont classées en fonction de leur provenance et l'éloignement des sources par rapport au site : ces approvisionnements correspondent à une collecte immédiate réalisée à même le site ou dans les environs, à échelle locale (jusqu'à 10 km de distance), ainsi que des matériaux à grain fin de provenance régionale, collectés dans un périmètre allant de 10 à 50 kilomètres du site. Les matériaux collectés localement, majoritaires dans les 4 unités, correspondent à des quartzites issus de l'encaissant (Table Mountain Group) sous la forme de blocs tabulaires et de plaquettes (16 %). Des galets de quartz sont également disponibles dans les alluvions et les conglomérats à proximité du site et sont utilisés plus ou moins intensément selon les unités (31%). On distingue plusieurs autres matériaux à grain fin, notamment des cherts présents en faible quantité (moins de 1%) et des cornéennes collectés sous forme de galets dans des dépôts d'alluvions anciennes (moins de 5%). Les matériaux à grain fin de provenance régionale correspondent à une variété de silcrètes pédogéniques (environ 48%), hérités de silicifications d'anciens sols, associés à des profils de type *duricrust* (Nash et al., 2013). Les sources de silcrète en Afrique du Sud sont réparties d'est en ouest, au sud de la Cape Fold Belt, et largement exploités du Middle au Late Stone Age. Ils témoignent de différentes compositions clastiques et minéralogiques qui sont dépendantes de leur formation initiale (Summerfield, 1981 ; Roberts, 2003). Alors que de nombreuses études ont permis de démontrer la diversité des sources et des contextes de formations, les études de provenance sur le matériel archéologique sont limitées par la difficulté à caractériser et identifier ces différentes sources en raison de leur forte homogénéité. Toutefois, des études récentes plaident pour une différenciation pos-

sible basée sur la signature géochimique liée aux milieux encaissants, notamment dans la région du Cap (Webb et Nash, 2020).

Un classement macroscopique de cette catégorie de matériaux a permis de distinguer les silcrètes par leur composante clastique : trois matériaux connus correspondent à un *coarse-grained* silcrète collecté à proximité du site dans le secteur de Redelinghuys (environ 10 km au sud), un *medium-grained* silcrète issu des formations granitiques de la zone Saldhana-Velddrif (30-40 km au sud-ouest) et des *fine-grained* silcrètes depuis les sources de Hopfield-Piketberg (20 à 50 km au sud-est). Les *fine-grained* silcrètes provenant de sources autour de Hopfield-Piketberg, et potentiellement d'autres sources périphériques (Clanwilliam, Cederberg) constitue plus de 80% de ce groupe de matériaux. La proportion de silcrètes au sein des ensembles montre des stratégies d'acquisition ciblées sur des matériaux ayant des propriétés adéquates pour l'usage de tranchants. La circulation de ces matériaux à longue distance (plus de 10 km) témoigne vraisemblablement d'une circulation étendue des groupes humains sur les lieux de collecte impliquant potentiellement des échanges au sein des mêmes espaces d'acquisition.

Transformation des matériaux à grain fin.

Le traitement thermique du silcrète est considéré comme une innovation technique qui augmente considérablement les propriétés mécaniques du matériau pendant la taille et à l'usage (Brown et al., 2009). Ce procédé fait partie des évolutions techniques observées durant l'OIS 5 en Afrique du Sud, notamment à Diepkloof autour de 100 ka BP (unité du Pre-Still Bay Lynn ; Porraz et al., 2021), et reconnus dans plusieurs sites attribués au Still Bay et à l'Howiesons Poort (Delagnes et al., 2016). Ce procédé intentionnel est visible sur la quasi-majorité des pièces en silcrète, notamment à partir des différences observées selon la rugosité des surfaces taillées avant la chauffe, comparées aux nouvelles surfaces créées par des enlèvements après exposition thermique. D'autres critères observés sur la surface des pièces permettent de confirmer cette opération : il s'agit de dépôts de résidus noirs liés au contact des braises durant la chauffe, recoupés par des enlèvements, ainsi que des fractures thermiques provoquées par les fluctuations de

température pendant la chauffe, elles aussi recoupées par des enlèvements (Schmidt et al., 2013 ; 2015).

La lecture de ces proxys montre qu'environ 90% des pièces des unités Kerry et Kenny ont été traitées thermiquement. L'ensemble de ces résultats indique que les blocs de silcrète faisaient systématiquement l'objet d'un traitement thermique, utilisant une technique de chauffe en foyer ouvert, comme le signale la présence de résidus de combustion et le taux de fragmentation thermique au sein des ensembles (fig. 2) (Delagnes et al., 2016). La présence de surfaces antérieures au traitement thermique, qui contrastent avec les surfaces résultant d'un débitage postérieur à la chauffe, est observée largement sur les produits et les supports de débitage. Ces éléments démontrent une préparation des blocs avant débitage renforçant le caractère intentionnel de ce procédé de transformation des matériaux.

Schémas de production lithique.

Une segmentation technique à travers des procédés de fabrication différenciés entre catégories de matériaux (quartzite, quartz, silcrète, cornéenne) apparaît au sein des 5 unités. Deux types de techniques de taille intervenant à différents moments de la chaîne opératoire sont observées : percussion directe de type *free hand* et percussion bipolaire sur enclume.

Les quartzites sont essentiellement débités à la percussion directe dure, selon des modalités unipolaires ou centripètes, livrant des éclats courts ou allongés à talon épais. Une partie de ces éclats semble destinée à usage (présence de retouches), mais la reconnaissance de stigmates liés à l'usage est difficile sur ce type de matériau et l'altération thermique de ces objets est fréquente. Deux principaux schémas de production sont identifiés sur galets de quartz. Le premier concerne un débitage en percussion directe mené de manière centripète ou unidirection-

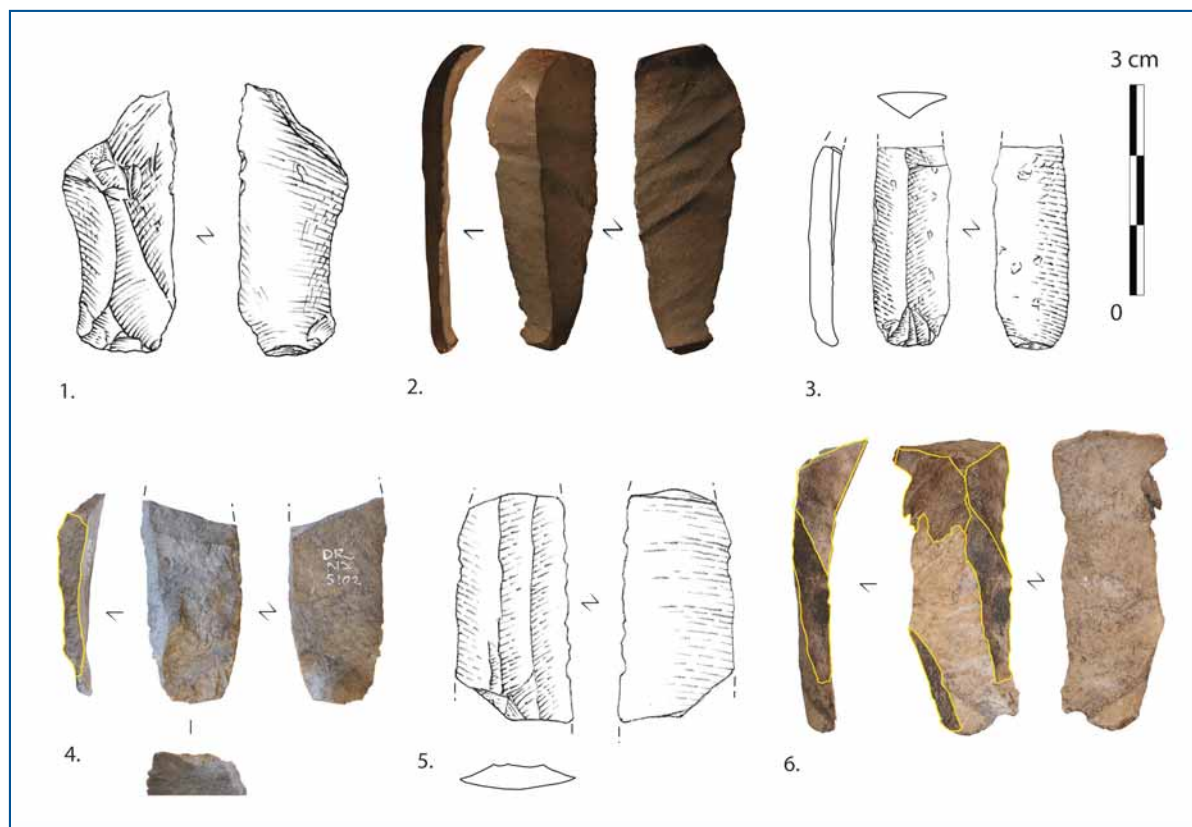


Figure 2 - Lames en matériaux à grain fin, ensemble Early HP de Diepkloof : **1 à 6** - lames en silcrète. **2** - lame en cornéenne. **4 et 6** - en jaune, surfaces liées au traitement thermique (enlèvements avant chauffe et résidus de combustion), photos et dessins P.-A. B.

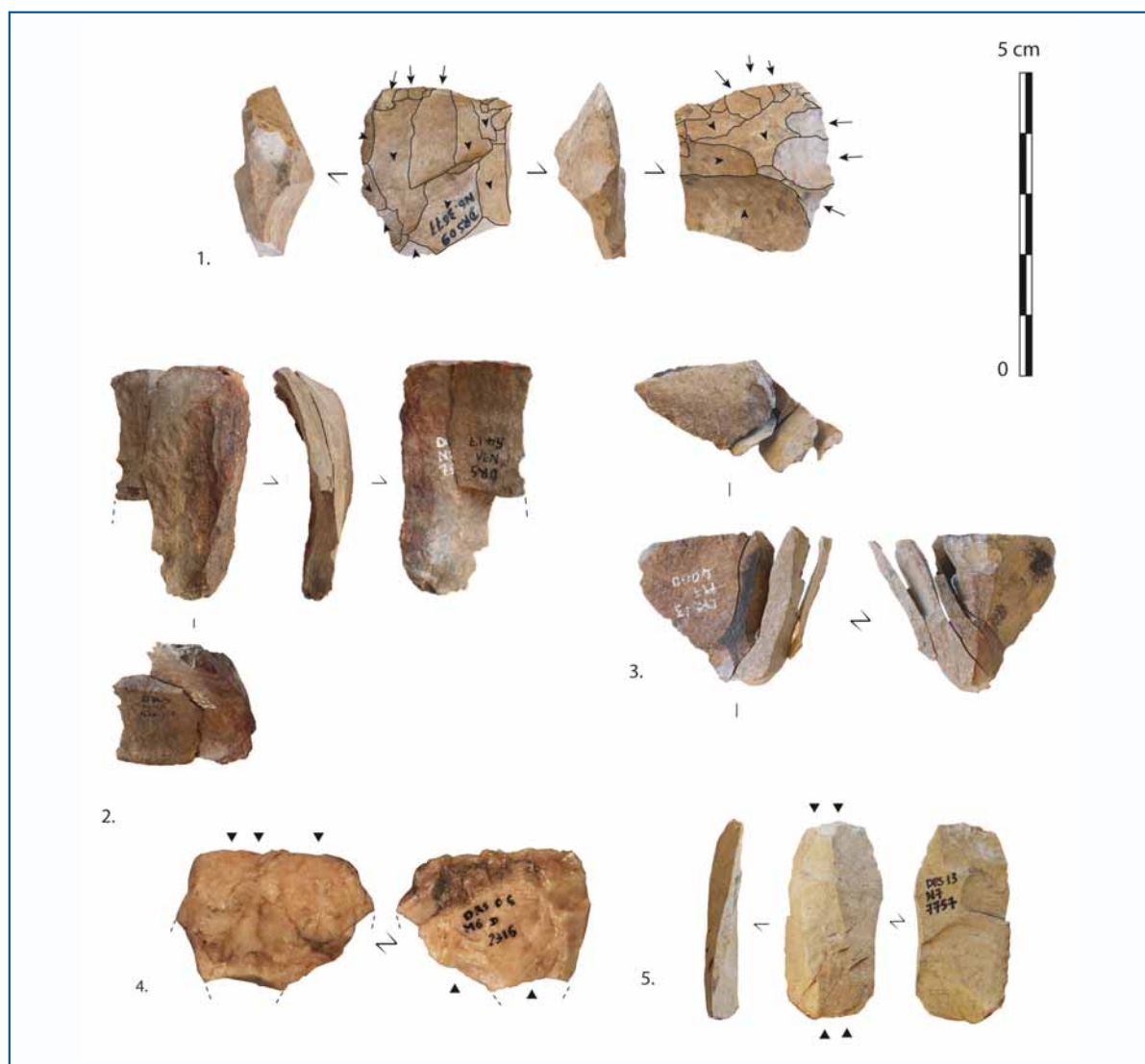


Figure 3 - Industrie lithique de l'ensemble Early HP de Diepkloof : **1** - HP core, nucléus en silcrète à débitage laminaire unidirectionnel. **2** - Lames en silcrète. **3** - nucléus sur tranche d'éclat en silcrète produisant des lamelles. **4** - nucléus à débitage bipolaire sur enclume sur quartz. **5** - pièce esquillée en silcrète (photos et remontages P.-A. B.).

nelle, produisant des éclats courts, parfois allongés. Le second procède d'une percussion bipolaire sur enclume qui livre des éclats fins, parfois repris en pièce intermédiaire en percussion posée (pièce esquillée, fig. 3). Les éclats issus de ces deux schémas techniques sont parfois retouchés marginalement ou rarement tronqués. Concernant la cornéenne, les schémas opératoires sont tournés vers une production unipolaire d'éléments lamino-lamellaires associée à des cas de percussion sur enclume, potentielle-

ment liée à l'entame des galets, produisant des éclats courts.

Le groupe des *fine-grained* silcrètes est principalement versé dans la production de lames. Un premier schéma opératoire concerne la production de lames par percussion directe sur nucléus à débitage unidirectionnel (fig. 3). Parmi la diversité des types de nucléus produisant des supports de lames et d'éclats, une catégorie de pièces rappelle les normes de débitage observées sur le site de Klasies River et visibles sous le

terme « HP core » dans plusieurs sites de l'Howiesons Poort (Wurz, 2013 ; Villa et al., 2010). La particularité de ce type de débitage réside dans l'exploitation de la surface la plus large du nucléus à partir d'un plan de frappe incliné et d'une gestion des convexités latérales et longitudinales, afin de produire des pièces larges et allongées, d'épaisseur moindre, à délinéation régulière des bords et faible courbure de profil (fig. 2). La production de telles pièces nécessite un entretien récurrent des convexités sur les nucléus et des gestes de préparation des détachements (abrasion des talons, préparation des corniches), réalisé à la percussion directe tendre exercée marginalement (Soriano et al., 2007). D'autres types de nucléus à partir d'éclats ou de fragments produits par la fracturation thermique correspondent à un débitage mené sur la longueur ou l'épaisseur des supports, livrant des produits allongés et étroits. On observe une forte réduction des volumes au cours du débitage et la présence d'un débitage d'éclat, voire micro-lamel-laire, après réorientation du débitage. Enfin, une seconde modalité de production utilisant la percussion bipolaire sur enclume est aussi observée sur ce type de matériaux.

Diversité de l'outillage.

De manière générale, les lames et les éclats sont peu transformés par la retouche (6 % de l'ensemble et 13% des pièces en silicrète). On distingue plusieurs catégories d'outils transformés sur tout type de matériaux. Les outils intermédiaires ou pièces esquillées en quartz, silicrète ou cornéenne correspondent à des fragments d'éclats et de lames utilisés en percussion posée. Ce type d'utilisation est documenté par des facettes d'usures qui témoignent de l'écrasement des bords par contact avec le percuteur et la matière travaillée. La seconde catégorie d'outils correspond à des outils dit formels, à un ou plusieurs bords retouchés (fig. 4). La majorité de ces pièces sont des lames à retouche, directe ou inverse, marginale, irrégulière et partielle. Une partie de ces outils correspondent à des retouches partielles sous forme de coches ou denticulés. Par ailleurs, des petits éclats issus des dernières séquences de production sont parfois finement retouchés accidentellement et témoignent d'un usage et/ou d'un potentiel ravivage des tranchants. La troisième catégorie d'outil correspond à des troncatures sur lames,

lamelles ou éclats, réalisées en partie distale. En définitive, l'obtention de tranchants sur différents supports tant en quartz qu'en silicrète est une intention première au sein de l'ensemble. Parallèlement, la fréquence importante des cassures enregistrées sur les produits (éléments retouchés et non) interroge sur l'origine de ces éléments (débitage, usage, taphonomie ?). Une étude plus précise des surfaces de cassure adossée à des référentiels expérimentaux pourrait permettre d'approfondir cet aspect.

L'attention se porte naturellement sur la présence de microlithes à dos abattu par troncature, qui sont majoritairement en silicrète (fig. 4). La majorité de ces microlithes sur lames sont fragmentés et sont des troncatures obliques. Les exemplaires complets de ces pièces correspondent à une double troncature oblique créant deux extrémités, opposée à un bord tranchant. Quand on considère l'ensemble des outils retouchés, il apparaît clair qu'un des objectifs dépend des propriétés fonctionnelles des bords à travers différents registres d'activités tels que la découpe (Igreja et Porraz, 2013). L'aménagement du dos sur les microlithes est une opération destinée à l'emmanchement, procédé mis en évidence sur le site à partir de résidus d'adhésifs (Charrié-Duhaut et al., 2013). Le croisement des données technologiques et tracéologiques permet d'approfondir ces aspects, notamment en ce qui concerne la diversité fonctionnelle et les stratégies d'emmanchement. En définitive, la présence de ces solutions techniques représente une innovation significative qui facilite le développement de toolkits interchangeables.

Discussion

L'étude des ensembles lithiques de l'Early HP à Diepkloof permet de mettre l'accent sur des similarités dans les modes de production lithique entre des ensembles contemporains ou postérieurs, rattachés à l'Howiesons Poort (Rose Cottage, Sibudhu), mais également des différences au sein d'une même phase (Early HP), et entre plusieurs phases au sein du même site de Diepkloof. Les différences qui s'observe au sein de la même phase de l'Early HP à Diepkloof entre les unités Kerry-Kenny et Kate-Julia, sont marquées par l'augmentation des ressources locales (quartz, quartzite) et la présence d'un débitage de type discoïde sur quartzite (Porraz et al., 2013). Ces variations observées au sein d'un même site

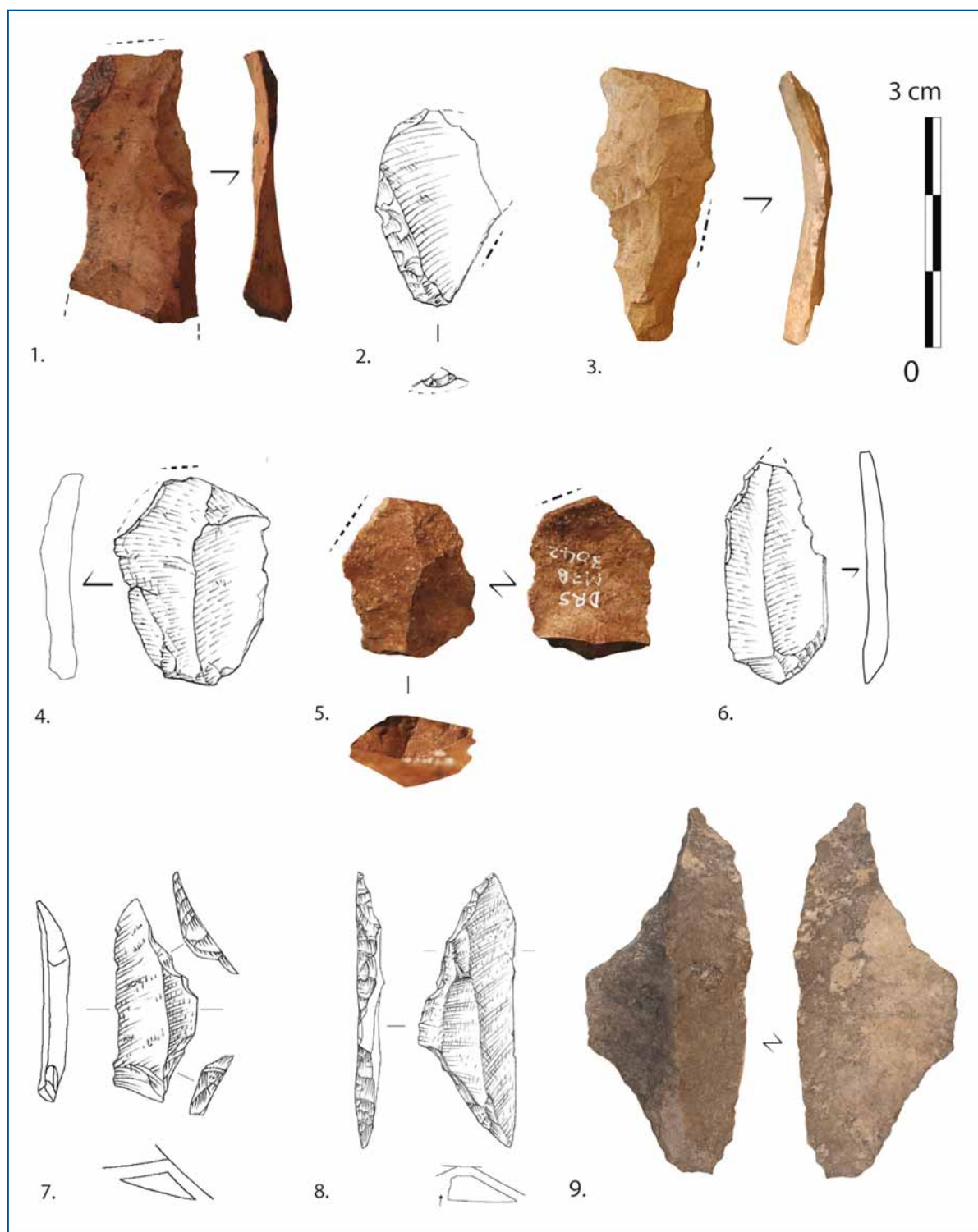


Figure 4 – Outils retouchés en silcrète : **1** – lame à troncature. **2 à 5** – éclats et lamelles à retouche latérale ou distale. **6 à 9** armatures à dos à troncature oblique. **1 à 6** -photos et dessins P-A B. **7 et 8** ; dessins M. Grenet in Porraz et al., 2013.

ou à l'égard de sites contemporains ne doivent pas être considérées comme les variations d'une norme culturelle pré-existante mais comme un réservoir de solutions techniques utilisées de manière équivoque dans la fabrication de l'outillage. Le changement dans la fréquence d'utilisation des matériaux locaux (quartz) peut également refléter une variation dans les stratégies d'acquisition des matériaux et de déplacements des groupes humains.

Les similitudes entre l'Early HP de Diepkloof et des sites attribués à l'Howiesons Poort correspondent à la transformation des silcrètes par le traitement thermique et aux schémas de production de lames sur des matériaux à grain fin. Ces traditions de sélection et transformation des roches à grain fin peuvent être interprétées comme des normes technologiques stables qui émergent à

Diepkloof et perdurent comme des solutions universelles dans le temps, à travers des activités domestiques et cynégétiques. Tel est le cas des microlithes à dos, emblématiques de l'Howiesons Poort, qui représentent une innovation

conceptuelle reproduite et modifiée dans sa forme et potentiellement dans son usage à Diepkloof et ailleurs. Des changements dans la morphologie de ces objets, comme le passage de bi-troncatures à des dos convexe de type croissant, sont notamment observés entre l'Early HP et l'Intermediate HP de Diepkloof (Porraz et al., 2013). Par ailleurs, les schémas de productions sur des nucléus de type Klasies semble perdurer comme une solution technique universelle dans plusieurs sites de l'OIS 4 et 5 afin d'optimiser la production de lames sur des matériaux à grain fin, chauffés ou non. C'est le cas à Diepkloof dans les phases de l'Intermediate HP, mais aussi à Klipdrift ou à Montagu Cave (Delagnes et al., Watson et al., 2023).

Considérant les multiples cas d'étude au-delà de la séquence de Diepkloof qui documentent ces traditions techniques à travers différents sites

d'Afrique du Sud, que représentent aujourd'hui les traditions lithiques de l'Howiesons Poort à l'échelle chronologique et spatiale ? En quoi ces traditions tracent un lien de continuité avec les innovations techniques du Middle Stone Age et en quoi elles s'en distinguent ? Cette dernière question amène une réflexion générale sur l'apport de ces traditions techniques au répertoire cognitif et comportemental des populations humaines à cette période.

Sur la base des résultats obtenus à Diepkloof, l'Howiesons Poort dénote des comportements techniques nouveaux qui apparaissent durant l'OIS 5. Ces traditions lithiques correspondent à la sélection et à la transformation des matériaux à grain fin, investis dans la production d'outils retouchés à bords tranchants, dont des microlithes à dos. Le point de départ de ce phénomène technique

est la production de lames et la transformation par le traitement thermique dès 100 ka BP. Cependant, la vraie révolution technique qui s'opère durant l'Early HP à Diepkloof est la maîtrise des savoir-faire techniques de

transformation des silcrètes par la taille et le détachement soignés des lames. Cette innovation marque une apparition précoce vis-à-vis des autres sites classiques de l'Howiesons Poort. L'aboutissement de cette optimisation technique est l'apparition de solution de retouche par abattage du dos, destinée à l'emmanchement de microlithes (Porraz, 2010). Ainsi la synthèse de ces changements techniques progressifs s'exprime à partir de l'Early HP à Diepkloof à travers la maîtrise d'outils composites et interchangeables (Igreja et Porraz, 2013). Par ailleurs, comparé à la fréquence élevée d'éléments retouchés dans les ensembles de l'Intermediate HP, la faible présence de ces éléments dans l'Early HP à Diepkloof souligne une phase de maturité technique dans la production d'outils sur lames jusqu'à l'adoption récurrente de la retouche à dos abattu, largement répandue dans les phases récentes de l'Howiesons Poort.

“Ces traditions de sélections et transformation des roches à grain fin peuvent être interprétées comme des normes technologiques stables qui émergent à Diepkloof et perdurent comme des solutions universelles dans le temps, à travers des activités domestiques et cynégétiques.”

En remettant en perspective l'origine de ces évolutions techniques et leur dépendance vis-à-vis des stratégies de sélection des matériaux à grain fin, la région du Cap offre le milieu favorable à l'évolution de ces comportements techniques et à leur distribution à plus large échelle en Afrique australe. Ici, cette réflexion repose sur la situation bio-géographique qu'offre la région au sein de la Winter Rainfall Zone et à la disponibilité locale en silcrètes à grain fin dont les sources sont limitées à cette zone géographique. L'apparition précoce de ces traditions techniques sur matériaux à grain fin au sein d'un environnement minéral favorable renforce l'idée d'un développement autochtone des innovations techniques de l'HP, sous une forme régionalisée. Ces stratégies de sélection des matériaux sont dépendantes de la relation au milieu à travers des formes de territorialisation et les mécanismes d'adaptation aux environnements.

Conclusion

Cette étude d'industrie lithique sur le site de Diepkloof montre que les populations humaines du Middle Stone Age ont développé des solutions techniques nouvelles au cours de l'OIS 5 en utilisant les ressources minérales disponibles dans l'environnement et en optimisant leur usage pour satisfaire à des besoins nouveaux. La distribution progressive des solutions techniques de l'Howiesons Poort à l'échelle spatiale et chronologique à partir d'un foyer d'innovation dans la région du Cap souligne une régionalisation des processus d'adaptation et d'innovation technique. Enfin, la mise en place de ces innovations témoigne d'habilités cognitives de leurs auteurs dans la capacité de transformation des ressources minérales, mais également des liens de transmission entre individus renforcés par l'interconnectivité des populations, permettant ainsi le maintien de ces solutions techniques sur la longue durée.

Remerciements

Cet article présente un pan des recherches effectuées dans le cadre d'un postdoctorat Fyssen mené entre décembre 2023 et décembre 2025 à l'Université de Cape Town, Afrique du Sud, sous la supervision de Prof. J. Parkington. Je remercie vivement Dr. G. Porraz et Prof. J. Parkington pour m'avoir confié l'étude de ce matériel et pour leur apport dans l'évolution

de ma réflexion. Il m'est agréable de remercier l'ensemble des personnes ayant permis et accompagné l'étude du matériel de Diepkloof, et en particulier L. Hutten et l'ensemble des membres du département d'Archéologie de l'Université de Cape Town.

Bibliographie

- Brown, K. S., Marean, C. W., Herries, A. I. R., Jacobs, Z., Tribolo, C., Braun, D., Roberts, D. L., Meyer, M. C., & Bernatchez, J. (2009). Fire as an Engineering Tool of Early Modern Humans. *Science*, 325, 859–862.
- Charrié-Duhaut, A., Porraz, G., Cartwright, C.R., Igreja, M., Connan, J., Poggenpoel, C., & Texier, P.-J. (2013). First molecular identification of a hafting adhesive in the late Howiesons Poort at Diepkloof Rock Shelter (Western Cape, South Africa). *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3506–18.
- Conard, N. J., & Porraz, G. (2015). Revising Models for the Cultural Stratigraphic Sequence of the Middle Stone Age. *South African Archeological Bulletin*, 70(201), 1–4.
- D'Errico, F. & Colagè, I. (2018). Cultural exaptation and cultural neural reuse : A mechanism for the emergence of modern culture and behavior. *Biological Theory*, 13, 213–27.
- Delagnes, A., Schmidt, P., Douze, K., Wurz, S., Bellot-Gurlet, L., Conard, N. J., Nickel, K. G., Van Niekerk, K. L., & Henshilwood, C. S. (2016). Early Evidence for the Extensive Heat Treatment of Silcrete in the Howiesons Poort at Klipdrift Shelter (Layer PBD, 65 ka). South Africa. *PloSOne*, 11, e0163874.
- Henshilwood, C. S. (2012). Late Pleistocene techno-traditions in southern Africa : a review of the Still Bay and Howiesons Poort, c. 75±59 ka. *Journal of World Prehistory*, 25, 205–37.
- Henshilwood, C. S., d'Errico, F., Yates, R., Jacobs, Z., Tribolo, C., Duller, G. A., Mercier, N., Sealy, J. C., Valladas, H., Watts, I., & Wintle, A. G. (2002). Emergence of modern behavior : Middle Stone Age engravings from South Africa. *Science*, 295, 1278–80.
- Igreja, M., & Porraz, G. (2013). Functional Insights into the Innovative Early Howiesons Poort Technology at Diepkloof Rock Shelter (Western Cape, South Africa). *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3476–3491.

- Jacobs, Z., & Roberts, R. G. (2017). Single-Grain OSL Chronologies for the Still Bay and Howieson's Poort Industries and the Transition between Them : Further Analyses and Statistical Modelling. *Journal of Human Evolution*, 107, 1–13.
- Jacobs, Z., Roberts, R. G., Galbraith, R. F., Deacon, H. J., Grün, R., Mackay, A., Mitchell, P., Vogelsang, R., & Wadley, L. (2008). Ages for the Middle Stone Age of southern Africa : implications for human behavior and dispersal. *Science*, 322, 733–5.
- Jacobs, Z., Karkanas P., Fahey B. P., Fischer E. C., & Marean C. W. (2025). A high-resolution chronology for the archaeological deposits at Pinnacle Point 5–6, Western Cape Province, South Africa. *Quaternary Science Reviews*, 354, 109263.
- Klein, R. (1995). Anatomy, Behavior, and Modern Human Origins. *Journal of World Prehistory*, 9(2), 167–198.
- Mellars, P. & Stringer, C. (Eds.) (1989). *The Human Revolution : Behavioral and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans*. Edinburgh : Edinburgh University Press.
- McBrearty, S., & Brooks, A. S. (2000). The revolution that wasn't : a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution*, 39, 453–563.
- Miller, C. E., Goldberg, P., & Berna, F. (2013). Geoarchaeological investigations at Diepkloof Rock Shelter, Western Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3432–52.
- Nash, D. J., Coulson, S., Staurset, S., Smith, M. P., & Ulyott, J. S. (2013). Provenancing Silcrete in the Cape Coastal Zone : Implications for Middle Stone Age Research in South Africa. *Journal of human evolution*, 65(5), 682–688.
- Parkington, J. E., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., Porraz, G., & Texier, P.-J. (2013). Introduction to the Project and Excavation of Diepkloof Rock Shelter (Western Cape, South Africa) : a View on the Middle Stone Age. *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3369–75.
- Porraz, G. 2009. Géométries et signes du changement à l'Howiesons Poort. *Annales de la Fondation Fyssen* : 179–194.
- Porraz, G., Texier, P.-J., Archer, W., Piboule, M., Rigaud, J.-P., & Tribolo, C. (2013a). Technological Successions in the Middle Stone Age Sequence of Diepkloof Rock Shelter, Western Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3376–3400.
- Porraz, G., Igreja, M., & Texier, P.-J. (2015). Développement sur une discontinuité technique dans la séquence Howiesons Poort de l'abri Diepkloof (Afrique du Sud). In N. J. Conard and A. Delagnes (eds.), *Settlement dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Kerns Verlag Tübingen, Tübingen Publications in Prehistory, 4, 77–103.
- Porraz, G., Parkington J. E., Schmidt, P., Bereiziat, G., Brugal, J.-P., Dayet, L., Igreja, M., Miller, C. E., Schmid, V. C., Tribolo, C., Aurore Val, A., Verna C., & Texier P.-J. (2021). Experimentation preceding innovation in a MIS5 Pre-Still Bay layer from Diepkloof Rock Shelter (South Africa) : Emerging technologies and symbols. *Peer Community Journal*, 1, e20 (2021).
- Roberts, D. L. (2003). *Age, genesis and significance of South African coastal belt silcretes*. Pretoria : Council for Geoscience.
- Schmidt, P., Porraz, G., Slodczyk, A., Bellot-Gurlet, L., Archer, W., & Miller, C. E. (2013). Heat treatment in the South African Middle Stone Age : temperature induced transformations of silcrete and their technological implications. *Journal of Archaeological Sciences*, 40, 3519–31.
- Schmidt, P., Porraz, G., Bellot-Gurlet, L., February, E., Ligouis, B., Paris, C., Texier, P.-J., Parkington, J. E., Miller, C. E., Nickel, K. G., & Conard, N. J. (2015). A previously undescribed organic residue sheds light on heat treatment in the Middle Stone Age. *Journal of Human Evolution*, 85, 22–34.
- Soriano, S., Villa, P., & Wadley, L. (2007). Blade Technology and Tool Forms in the Middle Stone Age of South Africa : The Howiesons Poort and Post-Howiesons Poort at Rose Cottage Cave. *Journal of Archaeological Science*, 34, 681–703.
- Summerfield, M. A. (1981). *The Nature and Occurrence of Silcrete, Southern Cape Province, South Africa*. School of Geography Research Paper 28, University of Oxford.
- Texier, P.-J., Porraz, G., Parkington, J., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., Miller, C., Tribolo, C., Cartwright, C., Coudenneau, A., Klein, R., Steele, T., & Verna, C. (2010). A Howiesons Poort

Tradition of Engraving Ostrich Eggshell Containers Dated to 60,000 Years Ago at Diepkloof Rock Shelter, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(14), 6180–6185.

- Texier, P.-J., Porraz, G., Parkington, J., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., & Tribolo, C. (2013). The context, form and significance of the MSA engraved ostrich eggshell collection from Diepkloof Rock Shelter, Western Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3412–3411.

- Tribolo, C., Mercier, N., Douville, E., Joron, J. L., Reyss, J. L., Rufer, D., Cantin, N., Lefrais, Y., Miller, C. E., Porraz, G., Parkington, J. E., Rigaud, J.-P., & Texier, P.-J. (2013). OSL and TL Dating of the Middle Stone Age Sequence at Diepkloof Rock Shelter (South Africa) : A Clarification. *Journal of Archaeological Science*, 40(9), 3401–3411.

- Villa, P., Soriano, S., Teyssandier, N., & Wurz, S. (2010). The Howiesons Poort and MSA III at Klasies River main site, Cave 1A. *Journal of Archaeological Science*, 37, 630–655.

- Watson, S. E., Dogandžić, T., Zhang, P., Steele, T. E., & Zwyns N. (2023). Small tool production in the Howiesons Poort : a view from Montagu Cave, South Africa. *Azania : Archaeological Research in Africa*, 58(4), 538–575.

- Webb, J. A., & Nash, D. J. (2020). Reassessing southern African silcrete geochemistry : Implications for silcrete origin and sourcing of silcrete artefacts. *Earth Surface Processes and Landforms*, 45(13), 3396–3413.

- Wurz, S. (2013). Technological trends in the Middle Stone Age of South Africa between MIS 7 and MIS 3. *Current Anthropology*, 54 : S305–S319.

Introduction

Human societies of the Middle Stone Age (MSA) in southern Africa, between 120 and 30 ka BP, are characterized by the emergence of technical and symbolic behaviours integrated into the set of cultural innovations of early *Homo sapiens*. These gradual transformations in material culture appear progressively, albeit in a non-linear (arrhythmic) manner, from the MIS 5 onward in South Africa, and are indicative of

increasing behavioural complexity within human populations. These innovations are marked by the widespread use of fine-grained siliceous raw materials in stone-tool production; the application of heat treatment on fine-grained rocks; the use of pressure flaking techniques; the development of bone industries; the manufacture of adhesives for hafting; the emergence of projectile technologies; the increasing use of red ochre; the perforation of shell beads for ornamentation; and the repeated engraving of abstract motifs (e.g. Henshilwood et al., 2002; Henshilwood, 2012). The drivers of these changes, as reflected in newly developed cognitive abilities, involve novel demographic dynamics and multiple pathways of emergence. Cumulative cultural transmission patterns provide an explanatory approach for understanding the diffusion of these new cultural traits, which manifest in diverse and asynchronous ways across South Africa during the Middle Stone Age. The factors underlying the emergence of these behaviours point to adaptive strategies developed in response to new demands, incorporating both environmental and social parameters, notably characterized by an increased interconnectedness among human groups during this period.

Technical changes during the South African Middle Stone Age are more specifically expressed through the emblematic technocomplexes of the Still Bay (SB) and the Howiesons Poort (HP), which constitute a crucible of innovation for these new practices (Henshilwood, 2012). While new technical traditions emerge during the MIS 5 in South Africa, the Howiesons Poort technocomplex—developing between approximately 105 ka and 50 ka BP and disappearing at the transition between MIS 4 and 3 (Tribolo et al., 2013) resonates with this cultural florescence and marks the classic expression of these innovations. This technocomplex holds a heuristic position within the Middle Stone Age, as it documents the proliferation of these technical and symbolic expressions across numerous sites (Texier et al., 2010). From a lithic perspective, the Howiesons Poort tradition is characterised by a blade production aimed at producing blanks for geometric tools with abrupt retouch, intended for hafting. This technological tradition, which forms part of the broader innovations in material culture from the MIS 5 onwards, highlights the adoption of new strategies for the long-distance procurement of fine-grained raw materials, indi-

cating planning of needs as well as exchange dynamics between human groups.

Although the Howiesons Poort constitutes an iconic phase of the African MSA, its earliest technical expressions remain poorly understood. The Diepkloof sequence (Western Cape) documents a early transitional phase (Early HP) between the Still Bay and the classic Howiesons Poort (Porráz et al., 2013; Igreja & Porráz, 2013; Tribolo et al., 2013), whose technical characteristics are also identifiable at other sites such as Pinnacle Point 5-6 (Jacobs et al., 2025). At present, sites in the Cape region provide the primary evidence for these early technical expressions, which appear later in other regions, succeeding the Still Bay traditions. Following the model of the Diepkloof sequence, the Howiesons Poort is subdivided into several phases spanning nearly 50 ka. While this phasing introduces greater nuance into the chronology, it now reveals a strong regional complexity, highlighting the non-linear and asynchronous nature of cultural phenomena during the MSA (Conard & Porráz, 2015). In this regard, current research on the chronology and tempo of change in MSA technical traditions points to gradual, regionally differentiated developments in southern Africa. Moreover, although this technocomplex constitutes a classificatory unit bringing together similar cultural traits identified across multiple sites in a diachronic framework, its degree of internal homogeneity—and, by extension, the patterns of cultural evolution among human groups—has been repeatedly questioned. Ultimately, assessing the tempo of change in technical innovations through the Howiesons Poort traditions, in comparison with other MSA technical traditions such as the Still Bay, is still a key focus of ongoing research.

The study of the Early HP lithic assemblages from Diepkloof Rockshelter in the Western Cape (Fig. 1) contributes to addressing these questions, with the aim of documenting the earliest occurrences of these traditions and the underlying mechanisms of their evolution. Diepkloof represents a key sequence which, due to its scale and the quality of its archaeological record, documents most of the MSA of South Africa, from MIS 5 to MIS 3 (Texier et al., 2010; Parkington et al., 2013; Porráz et al., 2013). The site, continuously excavated over the past twenty years,

provides exceptionally well-preserved artefact assemblages, notably including engraved ostrich eggshells (Texier et al., 2013). The Early HP refers to a set of innovations that emerged early in Diepkloof chronology compared to other classic Howiesons Poort sites. Technical changes in lithic reduction and tool fabrication occur as early as around 105 ka and 95 ka within the Kerry and Kate stratigraphic units (Tribolo et al., 2013). A second chronological model, proposed by Z. Jacobs and colleagues (Jacobs et al., 2008; Jacobs & Roberts, 2017) and currently used in the literature, dates these occurrences around 70 and 65 ka BP. Despite the limitations of current radiometric dating frameworks, Diepkloof remains the most appropriate site for investigating this early emergence, given the breadth and resolution of its archaeological record. The site offers a particularly well-documented stratigraphic sequence that spans multiple MSA phases, allowing for detailed observation of cultural and technological change through time.

The technological study of the Early HP lithic assemblages reveals the nature of technical developments and allows their succession to be traced in relation to other assemblages within the site (1). It also helps to define the emergence of the Howiesons Poort lithic technological tradition (2). These results further highlight the significance of change through dynamics of innovation and the technical behaviours of South African MSA societies (3), with the aim of identifying major trends in the emergence of behavioural complexity and long-term patterns of cultural transmission.

Material and methods.

The lithic assemblages comprise four of the six stratigraphic units (SUs Kegan, Kerry, Kenny, Kate, Julia, Jess) attributed to the Early HP phase, excavated across an area of 4 m² within the MSA sequence. The differentiation of these units from the underlying Still Bay lithic tradition (SU Larry), notably characterized by bifacial production, shows a marked shift in lithic production systems. Early HP layers are also associated with engraved ostrich eggshells in the more recent units. A further distinction is made with respect to the overlying levels, among which an intermediate unit (SU MSA-Jack) is defined by an independent flake reduction. The remaining

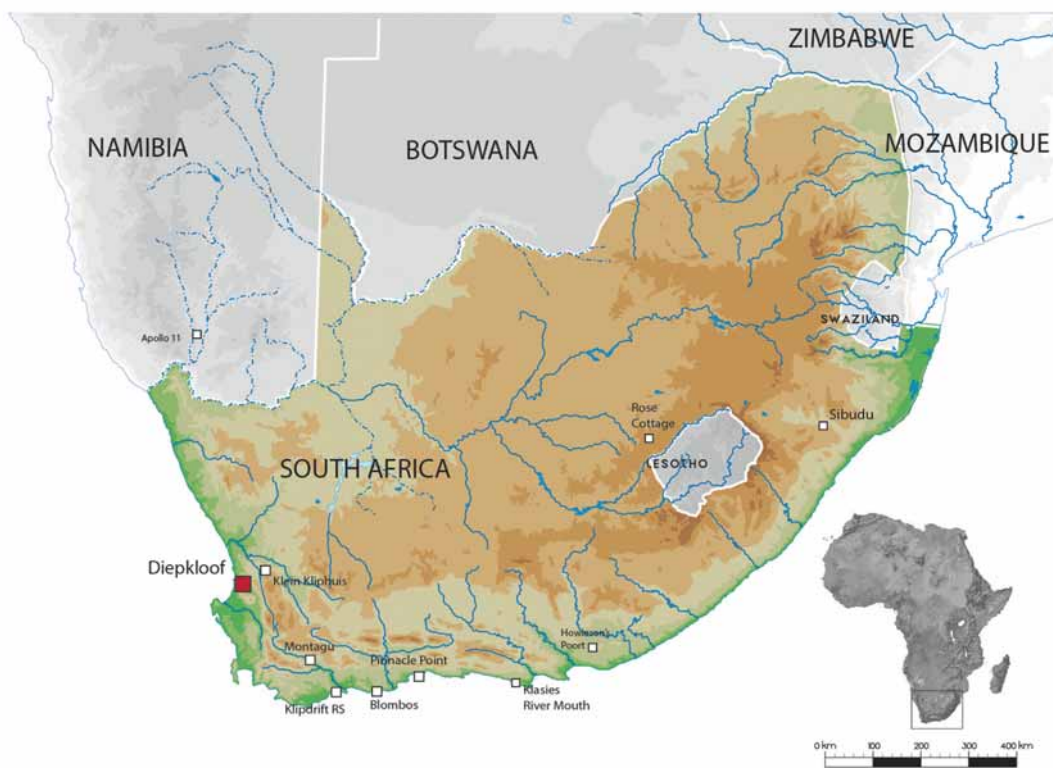


Figure 1 - Map showing the location of the site as well as the major Howiesons Poort sites mentioned in the text; Diepkloof Rockshelter (photo P.-A. B.).

assemblages, referred to as Intermediate and Late HP, are characterized by a laminar component and include typical Howiesons Poort lithic tool types such as notches and backed pieces. The analysis of 6694 lithic artefacts from four Early HP SUs included a taphonomic assessment of post-depositional surface alterations occurring after their discard at the site. Geoarchaeological evidence from sedimentary deposits indicates strongly anthropized levels, reflecting repeated seasonal occupation episodes and associated activities within dwelling spaces, such as intensive combustion features linked to site use and abandonment. Extensive lithic refitting within the units further supports this interpretation, confirming the overall integrity and homogeneity of the deposits. A macroscopic classification of raw materials was undertaken to document selection and procurement strategies at the site. The technological analysis of the artefacts follows established approaches in lithic studies derived from the French technological tradition, widely applied in South African contexts (Soriano et al., 2007). This technological analysis of reduction sequences is complemented by the examination of heat-treatment proxies on silcrete, based on the identification of distinct surfaces before and after heating (Schmidt et al., 2015; Delagnes et al., 2016).

Results

Provenance and selection of raw materials.

Raw materials from the four stratigraphic units (Sus Kerry, Kenny, Kate, Julia) are classified by provenance, distinguishing between immediate procurement in the site vicinity, local procurement from sources within 10 km, and regional procurement from sources located between 10 and approximately 50 km. Locally procured materials, which dominate all units, consist primarily of quartzites derived from the surrounding bedrock (Table Mountain Super Group), occurring as tabular nodules and slabs (16%). Quartz pebbles are also available in nearby alluvial deposits and conglomerates and are exploited to varying degrees across the units (31%). Several other fine-grained materials are present in smaller quantities, including chert (<1%) and hornfels (<5%), both collected as pebbles from ancient alluvial deposits. Regionally sourced fine-grained materials consist of a

range of pedogenic silcretes (~48%), derived from the silicification of ancient soils and associated with duricrust formations (Nash et al., 2013). Silcrete sources in South Africa are distributed along an east–west axis south of the Cape Fold Belt and were widely exploited from the Middle to the Late Stone Age. These materials display variable clastic and mineralogical compositions, reflecting differences in their formation processes (Summerfield, 1981; Roberts, 2003). Despite the demonstrated diversity of silcrete sources and formation contexts, provenance studies of archaeological assemblages remain constrained by the difficulty of discriminating between sources due to their relative homogeneity. Recent work, however, highlights the potential for differentiation based on geochemical signatures linked to host environments, particularly in the Cape region (Webb et al., 2020). Macroscopic classification distinguishes three silcrete types based on clastic composition (Porraz et al., 2013): a coarse-grained silcrete collected near the site in the Redelinghuys area (c. 10 km to the south), a medium-grained silcrete derived from likely granitic formations in the Saldanha–Velddrif zone (30–40 km to the southwest), and a fine-grained silcrete sourced from the Hopfield–Piketberg area (20–50 km to the south-east). Fine-grained silcretes, potentially also derived from other peripheral areas (e.g., Clanwilliam, Cederberg), account for more than 80% of this material group. The predominance of fine-grained silcrete within the assemblages indicates targeted procurement strategies focused on raw materials with suitable properties for blade production. The acquisition of these raw materials over distances exceeding 10 km likely reflects wide-ranging mobility patterns, potentially involving circulation between procurement places in the landscape and, possibly, exchange within shared acquisition territories.

Transformation of fine-grained raw materials.

Silcrete heat treatment emerged as a technological innovation in the South African MSA record, significantly enhancing the mechanical properties of the raw material for knapping and subsequent tool use (Brown et al., 2009). This technological process forms part of major innovations during the MIS 5, documented as early as ~100 ka at Diepkloof (Pre-Still Bay SU Lynn;

Porraz et al., 2021), and widely observed within Still Bay and Howiesons Poort sites in the Cape region (Delagnes et al., 2016). Visual heat-treatment proxies, including changes in surface roughness on scar surfaces before and after heating, indicate the widespread application of this technique to silcrete. Additional evidence includes black, tar-like residues resulting from contact with embers during heating, as well as heat-induced fracture later cross-cut by subsequent removals, all supporting intentional heat treatment (Schmidt et al., 2013; 2015).

Evidence from heating proxies shows that, on average, 90% of the pieces from SUs Kerry and Kenny were heated. These results indicate that silcrete blanks were systematically heat-treated prior to knapping, likely using an above-ground technique, as suggested by the presence of tempering residues and the number of scars exhibiting heat-induced fracturing (Fig. 2)—proxies commonly associated with this technique

(Delagnes et al., 2016). The presence of pre-heating surfaces combined with post-heating removals is widely observed on blanks, flakes, and blades. These features indicate an initial stage of blank reduction and support the intentionality of the process.

The reduction sequence.

Various reduction sequences across several raw material types (quartzite, quartz, hornfels, silcrete) highlight a technical segmentation within the units. Two main knapping techniques, occurring at various stages of the reduction sequence are identified: freehand percussion and bipolar flaking using an anvil. Quartzites were primarily knapped using hard-hammer direct percussion, following an unidirectional or centripetal manner, producing short to elongated flakes with thick platforms. Some of these flakes appear to have been used (as indicated by the presence of retouch), although their identification remains somewhat difficult, and thermal

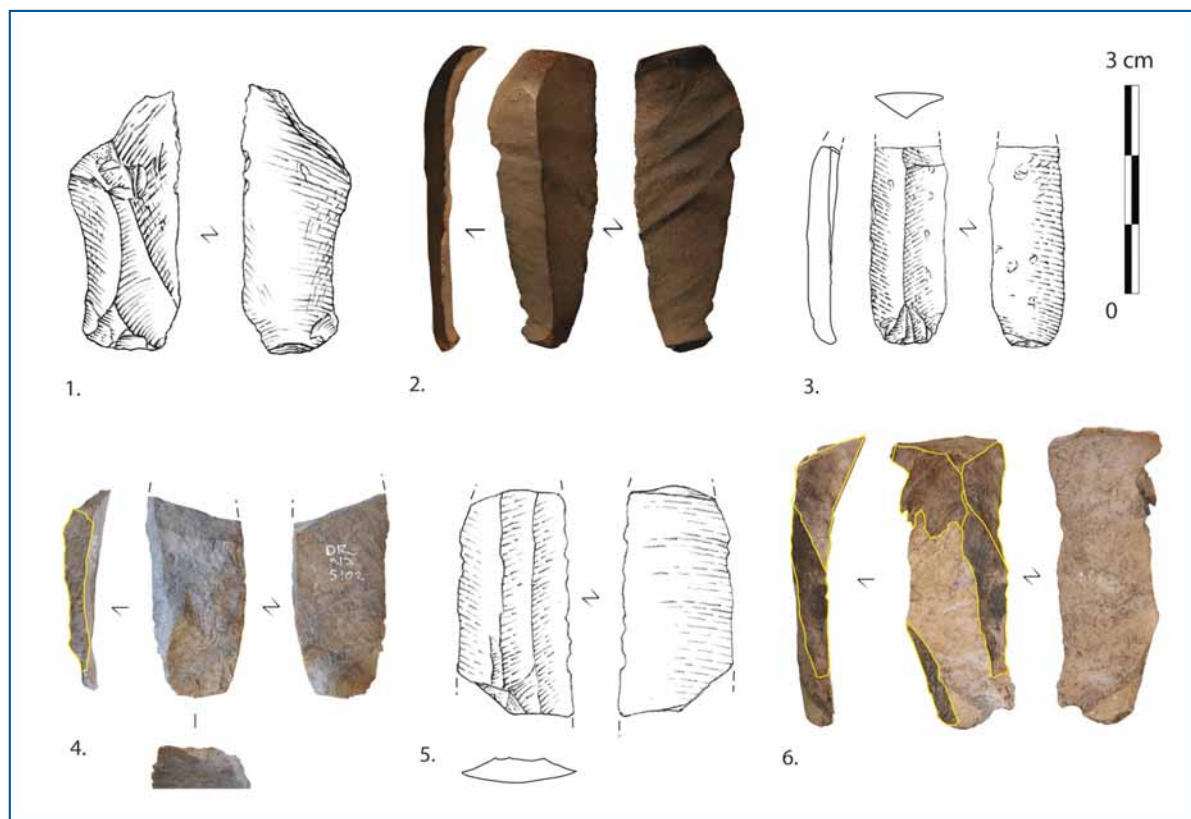


Figure 2 – Blades on fine-grained raw materials, Early HP assemblage of Diepkloof: **1 to 6** – Blade on silcrete. **2** – Blade on Hornfels; **4 and 6** – in yellow, heating proxies (pre-heating scars and tempering residue), photos and drawings P.-A. B.

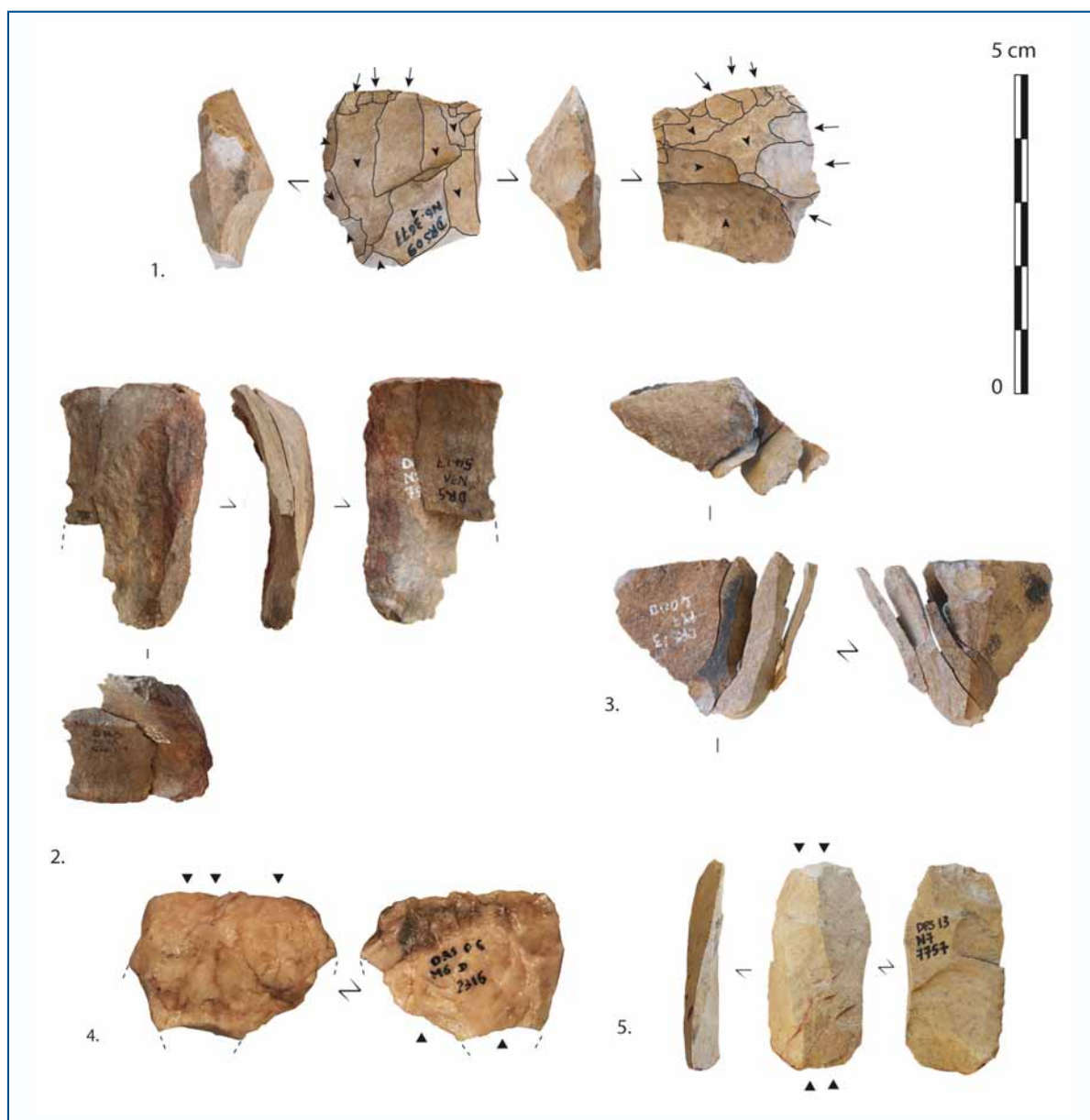


Figure 3 – Lithic industry of the Early HP assemblage of Diepkloof: **1** – HP core, unidirectional blade core on silcrete; **2** – silcrete blades; **3** – core on edge producing bladelets; **4** – core on quartz using bipolar anvil percussion; **5** – splinters on silcrete (photos et refits P.-A. B.).

alteration is frequent. Two main reduction sequences have been identified for quartz pebbles. The first involves direct percussion carried out in a centripetal or unidirectional manner, producing short flakes, sometimes elongated. The second relies on bipolar flaking on an anvil, yielding thin flakes, sometimes subsequently reused as intermediate pieces in sup-

ported percussion (splintered pieces; Fig. 3). Flakes produced by these two technical schemes are occasionally marginally retouched or, more rarely, truncated. As for hornfels, reduction sequences are oriented toward the unipolar production of laminar products, alongside instances of anvil percussion, potentially related to the initial opening of pebbles, producing short flakes.

Fine-grained silcrete is primarily used to produce elongated blanks for tool manufacture, following various core morphologies. One strategy involves unidirectional core reduction on a flat knapping surface (Fig. 3). This type of core corresponds to a standardized reduction method defined in the Howiesons Poort context of Klasies River and widely observed at HP sites (Wurz, 2013; Villa et al., 2010). This method utilizes an angulated striking platform and exploits the widest part of the core, structured by lateral and longitudinal convexities. The specificity of this reduction system lies in the exploitation of core surfaces across their maximum width and length to produce broad, elongated blanks of reduced thickness, characterized by regular edge delineation and low curvature (Fig. 2). The production of such pieces depends on the preparation of the core convexities and on controlled detachment gestures (platform abrasion and platform preparation), carried out using soft direct percussion and applied marginally (Soriano et al., 2007). Other core types, derived from flakes or fragments produced by thermal fracturing, indicate reduction along either the length or thickness of the core, resulting in elongated and narrow products. A strong reduction in core volume is observed during the knapping sequence, as well as flake and even microblade production following core reorientation. Finally, a second reduction method using bipolar anvil percussion is also observed for this type of material.

Diverse tool assemblage.

Blades and flakes exhibit a low rate of transformation by retouch (6% of the assemblage and 13% of the silcrete pieces). Several categories of retouched tools can be distinguished across all raw material types. Intermediary tools, or splintered pieces, in quartz, silcrete, or hornfels, correspond to fragments of flakes and blades used with anvil percussion. This is evidenced by use-wear facets indicating of edge crushing resulting from contact with the hammerstone and/or the worked material. The second category of tools corresponds to formal tools, characterized by one or more retouched edges, including truncations and notches (fig. 4). Most of these pieces are blades, and retouch—whether direct or inverse—is marginal, irregular, and partial. Some of these tools exhibit partial retouch in the form of notches or denticulations. In addition, small

flakes from the final stages of production are likely incidentally retouched, suggesting use and/or edge sharpening. The third category of tools corresponds to truncations on blades, bladelets, or flakes, located mainly on the distal part. Overall, the production of sharp edges on different blanks, both in quartz and silcrete, appears to be a primary objective of the assemblage. At the same time, the high frequency of fractures recorded on both retouched and unretouched products raises questions regarding their origin (knapping, use, or taphonomic processes?). A more detailed analysis of fracture surfaces, supported by experimental reference collections, would help to further clarify this issue.

The assemblage is characterized by the presence of backed and truncated microliths, predominantly made of silcrete (Fig. 4). Most of these blade-based microliths are fragmented and correspond to oblique truncations. When complete, these pieces consist of double oblique truncations that create two tips and a sharp cutting edge. When the entire assemblage of retouched tools is considered, it becomes clear that one of the main designs relates to the functional properties of the edges, particularly in relation to cutting activities (Igreja et Porraz, 2013). Backing on microliths is a modification intended for hafting, a process evidenced at the site through the presence of adhesive residues (Charrié-Duhaut et al., 2013). The integration of technological and use-wear analyses allows for a more detailed understanding of these aspects, particularly regarding functional diversity and hafting strategies. Ultimately, the presence of these technical solutions represents a significant innovation that facilitated the development of interchangeable toolkits.

Discussion

The study of the Early HP lithic assemblages at Diepkloof highlights similarities in lithic production systems between contemporaneous or later assemblages attributed to the Howiesons Poort (Rose Cottage, Sibudu), as well as differences both within the same phase (Early HP) and between different phases at Diepkloof site. The variability observed within the Early HP phase at Diepkloof between the Kenny-Kerry and Julia-Jess units is marked by an increased use of local raw materials (quartz, quartzite) and the presence of discoidal reduction on quartzite (Porraz

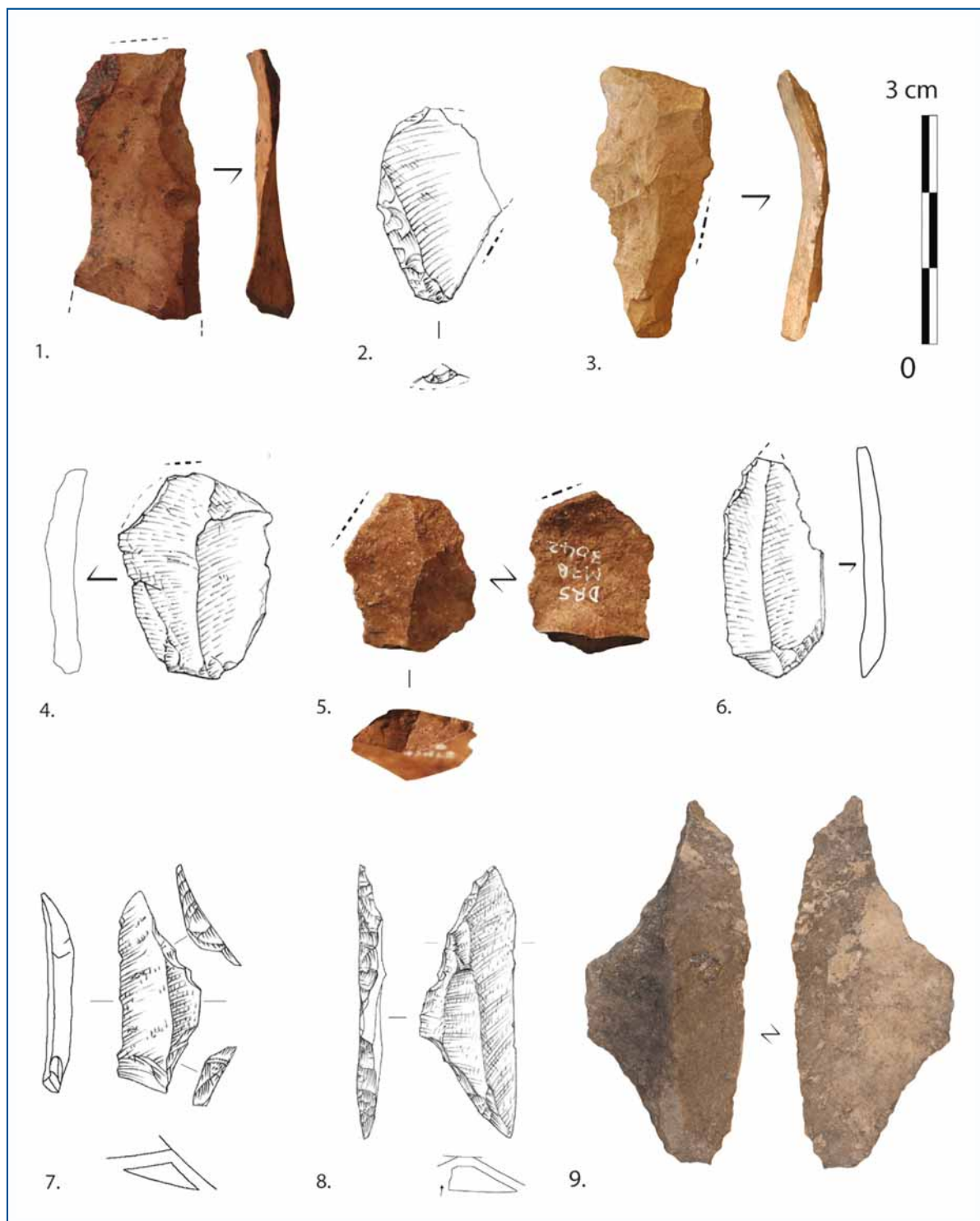


Figure 4 – Retouched tools on silcrete: **1** – Truncated blade; **2 to 5** – flakes and blades with a distal or lateral retouch on the edges; **6 to 9** backed microliths with oblique truncations; **1 to 6** – drawings and photos P-A B. **7 et 8**; drawings M. Grenet in Porraz et al., 2013.

et al., 2013). These variations observed within a single site, as well as in relation to contemporaneous sites, should not be interpreted as deviations from a pre-existing cultural norm, but rather as a repertoire of technical solutions variably mobilized in the production of lithic toolkits. Changes in the frequency of use of local raw materials (quartz) may also reflect shifts in mobility strategies and in the procurement of raw materials by human groups.

Similarities between Diepkloof Early HP assemblage and sites attributed to the Howiesons Poort include the extensive heat treatment of silcrete and blade production strategies targeting fine-grained raw materials. The selection and transformation of fine-grained raw materials can be understood as stable technological norms emerging at Diepkloof and persisting through time as generalized solutions, articulated across domestic and hunting activities. This is especially apparent in backed

microliths, emblematic of the Howiesons Poort, which represent a conceptual innovation later reproduced and modified in both form and, potentially, function at Diepkloof

and other sites. Changes in the morphology of these objects, such as the transition from bitruncations to convex, crescent-shaped backed edges, are notably observed between the Early HP and the Intermediate HP at Diepkloof (Porráz et al., 2013). Furthermore, production schemes based on Klasies-type cores appear to persist as a broadly distributed technological solution across multiple MIS 4 and MIS 5 sites, aimed at optimizing the production of elongated blanks on fine-grained raw materials, whether heat-treated or not. This is the case at Diepkloof during the Intermediate HP phases, as well as at Klipdrift and Montagu Cave (Delagnes et al., Watson et al., 2023).

Considering multiple case studies beyond the Diepkloof sequence that document these technical traditions across different sites in southern Africa, what do the lithic traditions of the Howiesons Poort represent today at both chronological

and spatial scales? To what extent do these traditions reflect continuity with earlier Middle Stone Age technological innovations, and in what ways do they differ from them? This question further raises a broader reflection on the contribution of these technical traditions to the cognitive and behavioural repertoire of *Homo sapiens* populations during this period.

Based on the results obtained at Diepkloof, the Howiesons Poort reflects the emergence of new technical behaviours during MIS 5. These lithic traditions involve the selection and transformation of fine-grained raw materials, used in the production of retouched tools with sharp edges, including backed microliths. The starting point of this technical phenomenon lies in blade production and the use of heat treatment from as early as ~100 ka BP (Porráz et al., 2021). However, the major technical shift observed during the Early HP at Diepkloof is the mastery of technical

know-how related to the working of silcrete through controlled knapping and the careful detachment of blades. This innovation represents an early occurrence compared to other classic Howiesons Poort sites.

The culmination of this technical optimisation is the development of backing retouch as a solution, intended for the hafting of microliths (Porráz, 2010). Thus, the synthesis of these gradual technical changes is expressed from the Early HP at Diepkloof through the control of composite and interchangeable tools (Igreja and Porráz, 2013). Moreover, compared to the high frequency of retouched elements in the Intermediate HP assemblages, the low occurrence of such elements in the Early HP at Diepkloof highlights a phase of technical maturation in blade tool production, preceding the recurrent adoption of backing retouch, which becomes widespread in the later phases of the Howiesons Poort.

By recontextualizing the origins of these technological developments and their reliance on fine-grained raw material selection strategies, the Cape region emerges as a key setting for the

“ The selection and transformation of fine-grained raw materials can be understood as stable technological norms emerging at Diepkloof and persisting through time as generalized solutions, articulated across domestic and hunting activities.”

development of these technological behaviors and their subsequent wider distribution across southern Africa. This interpretation is grounded in the region's position within the Winter Rainfall Zone and the local availability of fine-grained silcrete, whose sources are geographically restricted to this area. The early emergence of these lithic traditions in a favorable context of raw material availability supports the hypothesis of an autochthonous, regionally bounded trajectory for Howiesons Poort innovations. These strategies of raw material selection are shaped by sustained engagements with the environment, articulated through processes of territorialization and adaptive responses to local ecological conditions..

Conclusion

This study from the Diepkloof Rockshelter indicates that Middle Stone Age populations developed new technical solutions during MIS 5, drawing on locally available mineral resources and optimizing their exploitation to meet emerging needs. The gradual spatial and temporal diffusion of these innovations from a core area of

emergence in the Cape region highlights the regionalization of adaptive processes and technological change. Finally, the development and persistence of these innovations reflect the cognitive capacities of their producers, both in their ability to transform mineral resources and in the transmission links among individuals. These networks, strengthened by population interconnectivity, facilitated the long-term maintenance of these technical solutions.

Acknowledgments

This paper synthesizes research conducted within the framework of a two-year Fyssen fellowship at the University of Cape Town between December 2023 and December 2025 under the supervision of Prof. J. Parkington. I sincerely thank G. Porraz et Prof. J. Parkington for entrusting me with the study of this material and for their contributions to the development of my research. I am also grateful to all those who made this study possible and supported the analysis of the Diepkloof material, in particular L. Hutten and the research staff of the Archaeology department of University of Cape Town.



Repenser la consommation de ressources animales chez les premiers hominines à partir des traces d'utilisation des outils lithiques

Aline GALLAND

Ingénieure de Recherche, UMR 5199 PACEA Université de Bordeaux

Résumé

Les premiers outils en pierre produits par les hominines marquent le début de la Préhistoire il y a 3 millions d'années en Afrique orientale. Cette innovation dans les comportements techniques humains est communément expliquée par le besoin d'acquérir une quantité plus importante de ressources animales. Cette hypothèse repose sur l'identification, à la surface des vestiges osseux, de marques provoquées intentionnellement par des outils lithiques. Cependant, l'analyse directe des stigmates présents à la surface des outils n'a été que peu développée pour ces périodes anciennes. Ce travail vise donc à réévaluer le paradigme initial de l'importance du régime carné des premiers tailleurs de pierre, à partir des analyses tracéologiques des outillages lithiques issus des gorges d'Olduvai (Tanzanie). La complexité des comportements des premiers hominines est démontrée par l'identification d'activités diverses, révélant des comportements plus complexes que la seule exploitation de ressources animales.

Mots-clés :

Paléolithique ancien, Afrique orientale, Analyse fonctionnelle, Outillage lithique, Olduvai

Rethinking animal resource consumption among early hominins through use-wear analyses of stone tools

Abstract

The earliest stone tools produced by hominins mark the beginning of Prehistory around 3 million years ago in eastern Africa. This major innovation in human technical behavior is commonly explained as a response to the need to acquire greater amounts of animal resources. This hypothesis is largely based on the identification of intentional marks on the surfaces of faunal remains. However, direct analysis of use-wear traces on the stone tools themselves has been only minimally developed for these early periods. This study therefore aims to reassess the initial paradigm regarding the importance of carnivory among the earliest stone-tool makers, drawing on use-wear analyses of lithic assemblages from Olduvai Gorge (Tanzania). The results indicate a diversity of activities, revealing behavioral complexity extending beyond the exclusive exploitation of animal resources.

Keywords:

Early Stone Age, Eastern Africa, Use-wear analysis, Stone tools, Olduvai

Introduction

Les hominines anciens se distinguent des autres primates, non seulement par des traits anatomiques distincts, mais par la production et l'usage systématique d'outils en pierre. Les sites archéologiques de la préhistoire ancienne conservent les restes de ces industries en pierre associés à des vestiges osseux de faune plus ou moins fragmentés. C'est cette fragmentation identifiée dans les grottes sud-africaines qui mena Raymond Dart (1949) à construire l'hypothèse de la culture « ostéodontokératique » selon laquelle os, dents et cornes auraient servi d'outils pour les Australopithèques. À cela s'ajoutent les observations ethnographiques (e.g. Lee et DeVore, 1968) et primatologiques (e.g. Morris et Goodall, 1977), qui suggèrent que le comportement de chasse est primaire dans l'évolution humaine. Cependant, les travaux de Brain (1981) et Binford (1981) ont démontré que les carnivores jouent un rôle majeur dans l'accumulation et la fragmentation osseuse, remettant en question l'origine exclusivement humaine de ces assemblages. Cette prise en compte s'est accompagnée de l'analyse des modifications de surface des os, permettant d'identifier de manière plus fiable les activités humaines à partir des marques de découpe et de percussion.

Ces données amènent à questionner l'origine de cette production intensive d'outillages lithiques. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées (Pobiner, 2020) : 1) Augmentation de la consommation carnée, 2) Compétition accrue avec d'autres prédateurs, 3) Nouvelles stratégies de chasse. Enfin, une hypothèse avancée par Thompson et collaborateurs (2019) met en avant une adaptation des comportements de prédation, où les outils lithiques sont utilisés pleinement dans le charognage des carcasses. Pour approfondir ces questions, l'analyse directe des outils est nécessaire. Or, les analyses des industries lithiques se sont longtemps focalisées sur les chaînes opératoires et la typologie, et non sur la fonction. L'analyse tracéologique, permettant d'identifier l'usage des outils à partir des micro-traces, représente donc un apport essentiel, bien qu'elle reste encore peu développée pour les périodes anciennes. Cet article vise donc à évaluer le rôle fonctionnel des outillages lithiques au regard de l'exploitation des ressources animales par les hominines tailleurs de pierre.

Les gorges d'Olduvai (Tanzanie) : le site HWKEE, dernier témoin des activités d'*Homo habilis*.

Les gorges d'Olduvai en Tanzanie (Fig. 1) occupent une place centrale pour comprendre l'évolution des comportements de prédation. Elles forment une séquence de référence presque continue sur deux millions d'années, au sein de laquelle les sites archéologiques et outillages lithiques sont très tôt décrits (Leakey, 1934, 1971). En parallèle, les premières méthodes de datations (Grommé et Hay, 1963 ; Leakey et al., 1961 ; Von Koenigswald et al., 1961) sont testées dans ces contextes. De nombreuses espèces d'hominines sont aussi décrites pour la première fois dont *Homo habilis*, considérée comme productrice des industries lithiques (Leakey et al., 1964). Des avancées méthodologiques majeures sont effectuées à Olduvai telles que le diagnostic d'activités humaines sur les ossements au travers des marques de découpe et de percussion (Bunn, 1981 ; Potts et Shipman, 1981). Ces nouvelles méthodes d'interprétation des vestiges osseux permettent d'affiner le débat sur l'exploitation de ressources animales par les hominines (e.g. Barr et al., 2022 ; Domínguez-Rodrigo, 2002 ; Pobiner, 2020).

Le site HWKEE (Henrietta Wilfrida Korongo East East)(Fig. 1), daté à 1,7 Ma, est un site important marquant la dernière occurrence d'*H. habilis* associé à une industrie lithique (de la Torre et al., 2018 ; de la Torre et Mora, 2018). Fouillé par M. Leakey dans les années 1970 puis par I. de la Torre entre 2009 et 2015, il constitue l'un des assemblages archéologiques les plus riches des gorges d'Olduvai (de la Torre et al., 2018). La faune présente des marques issues de carnivores, mais aussi d'hominines avec la présence de traces de découpe sur des bovidés (Pante et al., 2018). Le matériel lithique est également bien conservé, avec des matières premières diverses (roches volcaniques, quartzites et chert, équivalent au silex) (de la Torre et Mora, 2018).

Ce travail s'est focalisé sur l'analyse des artefacts en chert et en quartzite correspondant aux niveaux les plus riches et les mieux conservés des fouilles effectuées par I. de la Torre. Les artefacts de taille supérieure à 2 cm, possédant des tranchants bien conservés ont été examinés. 84 artefacts en quartzite et 69 en chert ont été inclus dans l'échantillon pour l'analyse tracéolo-

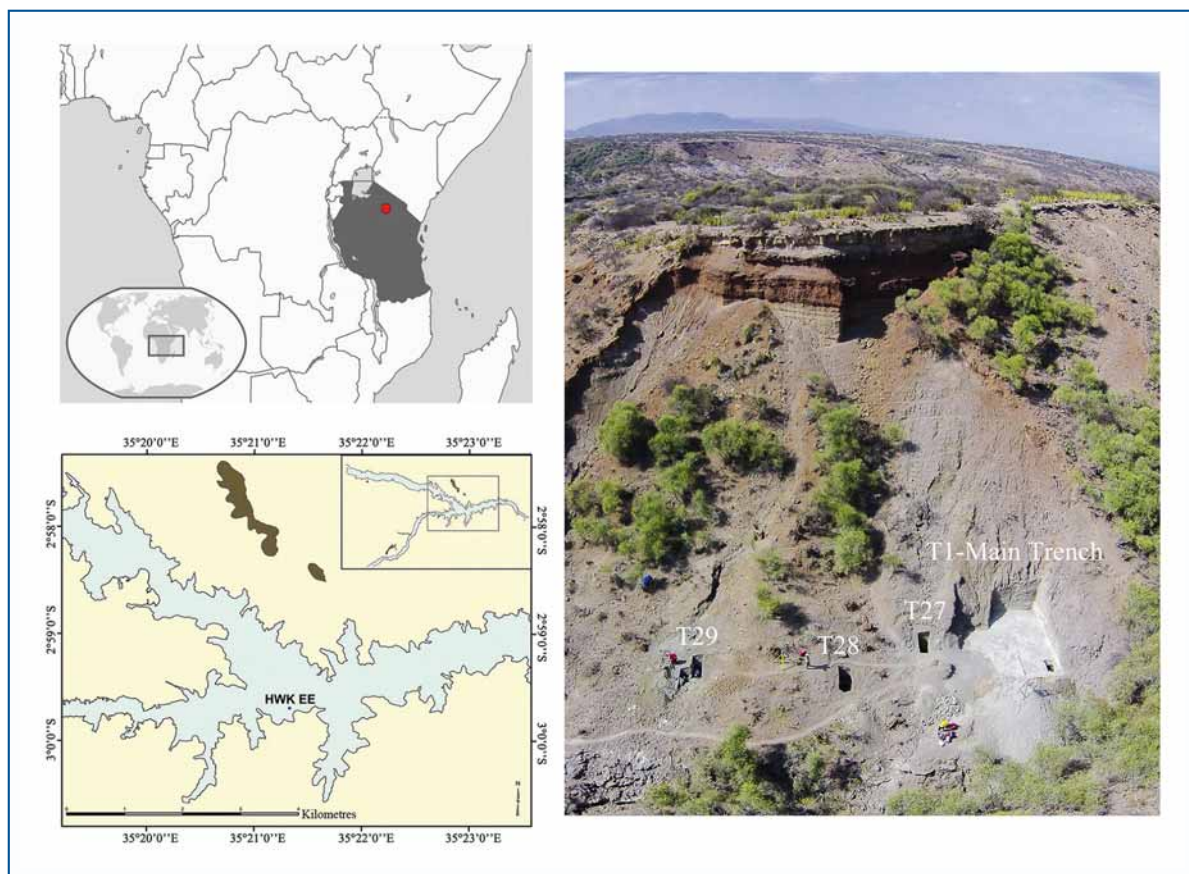


Figure 1 : Localisation des gorges d'Olduvai marquées par un point rouge (A) (fond de carte Wikicommons). Localisation du site étudié « HWKEE » au sein des gorges (B) et photographie aérienne des fouilles archéologiques menées par I. de la Torre (C) (modifié d'après de la Torre et al., 2018).

gique. L'analyse au microscope numérique permet d'identifier les stigmates (stries, polis, esquilements, émoussés) présents à la surface des artefacts. L'organisation, la morphologie et le type de stigmates permettent d'abord de différencier une action intentionnelle d'une altération naturelle. Lorsque l'action intentionnelle est identifiée, il est possible de décrire le type de mouvement effectué (i.e. raclage, découpe), la dureté de la matière travaillée (i.e. tendre (viande), dure (os)) et *in fine* d'interpréter l'action effectuée par l'objet.

Les activités de boucherie identifiées à Olduvai.

a. HWKEE :

Sur 153 artefacts sélectionnés, 11 présentent des traces d'utilisation, dont 8 en quartzite et 3 en chert (Fig. 2). Des activités liées au traitement

de ressources animales ont pu être identifiées sur 1 artefact en chert et 4 en quartzite. Pour le reste, seul le sens du mouvement a pu être reconnu (découpe pour 4 artefacts et raclage pour 2 artefacts).

Les activités de boucherie correspondent ici à un décharnement de carcasse, grâce à l'identification de stigmates liés à de la matière tendre carnée, ainsi que de la transformation de matière osseuse (Fig. 3). Plusieurs facteurs peuvent expliquer un faible taux d'identification des matériaux travaillés : la faible durée d'utilisation, l'altération des traces dans les sédiments et la conservation différentielle des traces selon la roche dont l'artefact est issu.

b. Résultats des travaux précédents :

Les premières analyses tracéologiques menées à Olduvai ont révélé une utilisation limitée des outils lithiques dans les activités de boucherie.

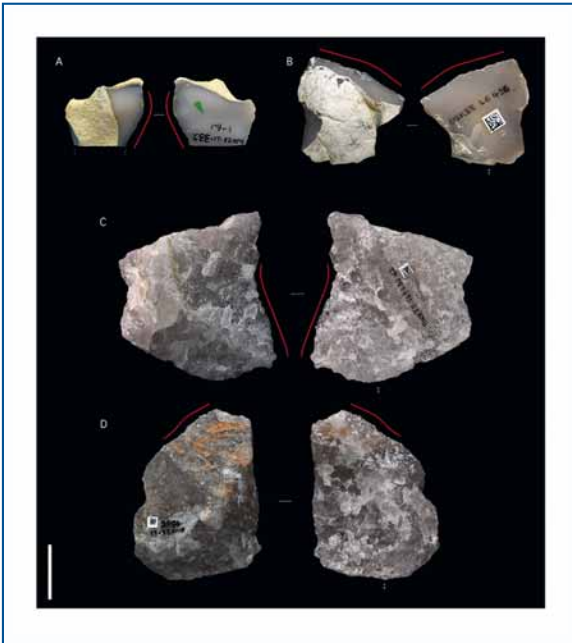


Figure 2 : Photographies d'artefacts du site HWKEE avec des traces d'utilisation (tranchants utilisés marqué par les traits rouges). A et B : artefacts en chert. C et D : artefacts en quartzite. L'échelle en bas à gauche représente 2 cm.

À FLK-N (Sussman, 1987), daté d'environ 1,8 Ma, aucun stigmate lié au traitement de carcasses n'a été identifié ; seuls deux artefacts en quartzite sur 105 présentaient des traces associées au travail de matières végétales. Des résultats comparables ont été obtenus à FLK-W (1,7 Ma), où les analyses montrent une majorité d'activités orientées vers le traitement du bois et de matières végétales, tandis que les traces liées à la découpe de viande sont rares et ponctuelles (de Francisco Rodríguez, 2019). À SHK (1,2 Ma), bien que quelques artefacts en quartzite présentent des microtraces compatibles avec la découpe de matière carnée ou le raclage d'os, les activités de transformation du bois et d'autres matières végétales demeurent prépondérantes (de Francisco Rodríguez, 2019). Dans le site de TK (1,3 Ma), seule une faible proportion d'artefacts, principalement en quartzite, porte des traces attribuables à la découpe de viande ou de peau, alors que la majorité des outils – y compris ceux en basalte – montre des utilisations liées au traitement de ressources végétales, bois ou tubercules (Bello-Alonso et al., 2021). Dans de nombreux cas, seul le mouvement employé (découpe, raclage, ou les deux) peut être déter-

miné. Les différences observées dans la fréquence des traces liées à la boucherie peuvent toutefois être partiellement influencées par la durée d'utilisation des artefacts, la préservation différentielle des microtraces et la nature variable des tranchants selon les matériaux lithiques employés (Bello-Alonso et al., 2021).

Discussion

L'identification des activités de boucherie a occupé une place importante dans le débat de l'évolution humaine et ses implications comme facteur évolutif majeur dans le développement des capacités cognitives des hominines (Aiello et Wheeler, 1995 ; Toth et Schick, 2018). Les preuves de ces activités se retrouvent dans le registre osseux et lithique, conservés dans les sédiments. Lorsque les ossements sont absents comme cela est le cas dans les sites de la Formation de Shungura (Éthiopie), le registre lithique peut informer sur les activités de boucherie (Galland, 2022). L'identification de traces d'utilisation dans ces contextes anciens (Bello-Alonso et al., 2021 ; de Francisco Rodríguez, 2019 ; Galland, 2022 ; Keeley et Toth, 1981 ; Lemorini et al., 2019, 2014 ; Plummer et al., 2023) montrent que différentes étapes de la boucherie étaient réalisées, du dépouillement au décharnement.

Le registre lithique peut également informer sur une diversité de matériaux modifiés par les hominines. En effet, le travail des plantes, du bois et de tubercules ont pu être identifiés dans plusieurs sites est-africains grâce aux analyses traçéologiques (Keeley et Toth, 1981 ; Sussman, 1987 ; Lemorini et al., 2014, 2019 ; de Francisco Rodríguez, 2019 ; Bello-Alonso et al., 2021 ; Plummer et al., 2023). Le travail de matières végétales représente une part importante de la fonction des outillages lithiques et sont associés à des activités de boucherie. L'utilisation de roches distinctes est aussi démontrée selon l'activité réalisée, comme cela est le cas à Kanjera South (Kenya), où les roches comme la rhyolite (roche volcanique) et le quartzite sont plutôt utilisées pour le travail des matières végétales alors que le quartz est plus utilisé dans les travaux de boucherie (Lemorini et al., 2014, 2019). Cette sélection démontre une capacité des hominines à sélectionner et préméditer la production des outillages lithiques en fonction des activités à réaliser.

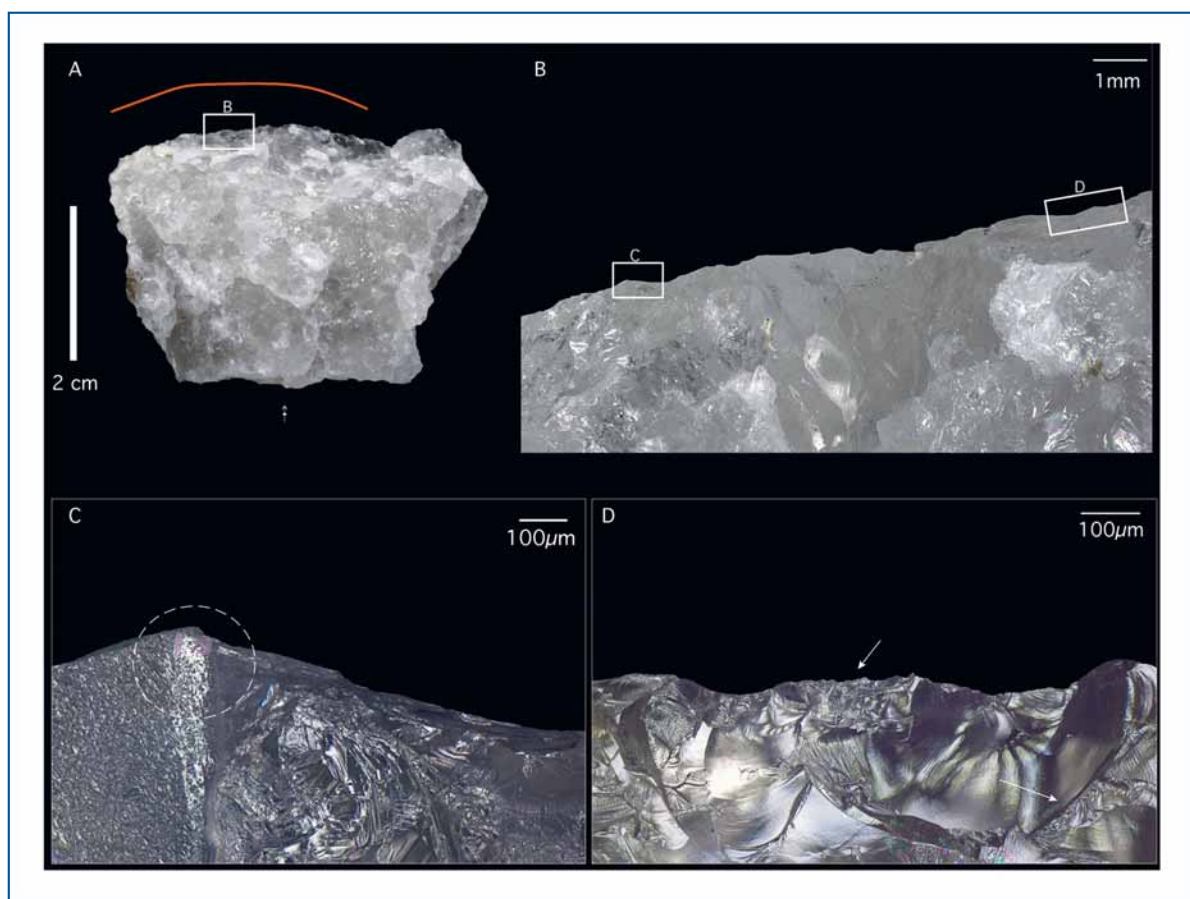


Figure 3 : Artefact en quartzite de HWKEE (T27_L32_681) présentant des traces d'utilisation pour l'exploitation de matière animale. A) Vue dorsale de l'artefact, avec le trait rouge représentant la zone du tranchant utilisé. B) Image prise à la loupe binoculaire (grossissement 50x) montrant une zone du tranchant avec : C) une zone polie (entourée en pointillé) due à un contact avec une matière osseuse (400x) et D) des esquillements (flèches) indiquant un mouvement bidirectionnel sur une matière dure (200x). Cet artefact est interprété comme utilisé dans une activité de décharnement de matière carnée avec des contacts sur l'os.

L'identification des micro-traces pour des périodes aussi anciennes est une difficulté reconnue dans les analyses tracéologiques (Beyries, 1993) et explique la faible quantité de matériel lithique avec des traces d'utilisation identifiées. Cette difficulté est due à de multiples facteurs liés d'abord à l'ancienneté de sites étudiés, à la transformation et altération des sédiments contenant les registres archéologiques, ainsi qu'à la nature même des matières premières lithiques sujettes aux altérations au fil du temps. Les traces présentes à la surface du matériel lithique peuvent ainsi être masquées, effacées, ou même imitées par des agents naturels depuis l'abandon et l'enfouissement dans les dépôts sédimentaires (Levi Sala, 1986 ; Venditti et al., 2016 ; Galland

et al., 2025). En plus des traces d'utilisation, l'analyse des résidus issus des matières travaillées et piégés à la surface peut apporter un éclairage sur la diversité des comportements humains au paléolithique ancien (Domínguez-Rodrigo et al., 2001 ; Herrygers, 2002).

Conclusion

L'analyse tracéologique du matériel lithique des gorges d'Olduvai montre que les activités de boucherie, attestées chez les premiers tailleurs de pierre, ne constituent qu'une partie des usages employés pour les outillages lithiques. Les données disponibles indiquent une exploitation récurrente de matières végétales, suggérant que les outils lithiques participaient à un

ensemble d'activités variées plutôt qu'à une spécialisation centrée sur la viande. Cette diversification fonctionnelle implique des décisions préméditées dans la sélection des matières premières lithiques et une anticipation dans les tâches réalisées avec les outils produits. Ainsi, la production systématique d'outillage lithique ne reflète pas seulement une intensification de la consommation de produits animaux, mais s'inscrit dans des stratégies de subsistance plus vastes. Les premiers hominines apparaissent donc comme des utilisateurs d'outils polyvalents capables d'adapter leurs comportements techniques aux contraintes environnementales.

“Dans l'ensemble, ces études convergent vers une même observation : si les activités de boucherie sont bien attestées, elles constituent une part minoritaire des usages, tandis que l'exploitation de matières végétales apparaît systématique et dominante.”

Remerciements

Cet article représente une partie du travail post-doctoral financé par la fondation Fyssen (2023-2025), réalisé au Laboratorio de Arqueología del Pleistoceno (Madrid, Espagne) sous la direction d'Ignacio de la Torre. Je remercie Ignacio de la Torre pour m'avoir fourni l'accès au matériel d'Olduvai, et d'avoir financé mes séjours sur le terrain grâce au projet OGAP (Olduvai Geochronology and Archaeology Project). Je remercie tout particulièrement l'équipe du laboratoire pour leur accueil chaleureux et leur assistance dans ce projet. Enfin, je tiens à remercier l'équipe d'Olduvai sans qui cette recherche n'aurait pas été possible aujourd'hui.

Bibliographie

- Aiello, L.C., Wheeler, P., 1995. The Expensive-Tissue Hypothesis : The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Current Anthropology*. 36, 199–221.
- Barr, W.A., Pobiner, B., Rowan, J., Du, A., Faith, J.T., 2022. No sustained increase in zooarchaeological evidence for carnivory after the appearance of *Homo erectus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 119, 2115540119.
- Bello-Alonso, P., Rios-Garaizar, J., Panera, J., Rubio-Jara, S., Pérez-González, A., Rojas, R., Baquedano, E., Domínguez-Rodrigo,

M., Santonja, M., 2021. The first comprehensive micro use-wear analysis of an early Acheulean assemblage (Thiongo Korongo, Olduvai Gorge, Tanzania). *Quaternary Science Reviews*. 263, 106980.

- Beyries, S., 1993. Are we able to determine the function of the earliest palaeolithic tools ? In : Berthelet, A., Chavaillon, J. (Eds.), *The Use of Tools by Human and Non-Human Primates*. Clarendon Press, Oxford, pp. 225–238.

• Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*, Studies in. ed. Academic Press.

- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted ? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press.

• Bunn, H.T., 1981. Archaeological evidence for meat-eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora and Olduvai Gorge. *Nature*. 291, 574–577.

- Dart, R.A., 1949. The predatory implemental technique of *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*. 7, 1–38.

• de Francisco Rodríguez, S., 2019. *El estudio funcional lítico en la Early Stone Age (ESA) africana. Aplicación analítica, metodológica y experimental en los yacimientos arqueológicos del Lecho II de la Garganta de Olduvai, Tanzania*. Universidad de Valladolid.

- de la Torre, I., Albert, R.M., Arroyo, A., Macphail, R., McHenry, L.J., Mora, R., Njau, J.K., Pante, M.C., Rivera-Rondón, C.A., Rodríguez-Cintas, Á., Stanistreet, I.G., Stollhofen, H., Wehr, K., 2018. New excavations at the HWK EE site : Archaeology, paleoenvironment and site formation processes during late Oldowan times at Olduvai Gorge, Tanzania. *Journal of Human Evolution*. 120, 140–202.

• de la Torre, I., Mora, R., 2018. Oldowan technological behaviour at HWK EE (Olduvai Gorge, Tanzania). *Journal of Human Evolution*. 120, 236–273.

- Domínguez-Rodrigo, M., Serrallonga, J., Juan-Tresserras, J., Alcalá, L., Luque, L., 2001.

Woodworking activities by early humans : A plant residue analysis on Acheulian stone tools from Peninj (Tanzania). *Journal of Human Evolution*. 40, 289–299.

- Domínguez-Rodrigo, M., 2002. Hunting and Scavenging by Early Humans : The State of the Debate. *Journal of World Prehistory*. 16, 1–54.

- Galland, A., 2022. Préservation et fonction des outillages de l'Oldowayen ancien : application au registre lithique du Membre F de la Formation de Shungura (Basse Vallée de l'Omo, Éthiopie). Université de Bordeaux.

- Galland, A., Clemente-Conte, I., Boisserie, J.-R., Delagnes, A., 2025. How depositional environments impact the microwear preservation of quartz artifacts : insights from the Oldowan of the Shungura Formation (Ethiopia). *PCI Archaeology*.

- Grommé, C.S., Hay, R.L., 1963. Magnetization of basalt of bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika [4]. *Nature*. 200, 560–561.

- Herrygers, C., 2002. A comparative analysis of wood residues on experimental stone tools and early stone age artifacts : a Koobi Fora case study. *McNair Scholars Journal*. 6, 10.

- Keeley, L.H., Toth, N., 1981. Microwear polishes on early stone tools from Koobi Fora, Kenya. *Nature*. 293, 464–465.

- Leakey, L.S.B., 1934. The sequence of Stone Age cultures in east Africa. In : Evans-Pritchard, E.E., Firth, R., Malinowski, B., Schapera, I. (Eds.), *Essays Presented to CG Seligman*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. Limited, London, UK, pp. 143–146.

- Leakey, L.S.B., Evernden, J.F., Curtis, G.H., 1961. Age of Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. *Nature*. 191, 478–479.

- Leakey, L.S.B., Tobias, P. V., Napier, J.R., 1964. A New Species of The Genus *Homo* From Olduvai Gorge. *Nature*. 202, 7–9.

- Leakey, M.D., 1971. Olduvai gorge. Excavation in Beds I & II, 1960-1963. Cambridge University Press.

- Lee, R., DeVore, I. (Eds.), 1968. *Man the hunter : the first intensive survey of a single, crucial stage of human development—man's once universal hunting way of life*. Aldine, Chicago, IL.

- Lemorini, C., Bishop, L.C., Plummer, T.W., Braun, D.R., Ditchfield, P.W., Oliver, J.S., 2019. Old stones' song—second verse : use-wear analy-

sis of rhyolite and fenetized andesite artifacts from the Oldowan lithic industry of Kanjera South, Kenya. *Archaeological and Anthropological Sciences*. 11, 4729–4754.

- Lemorini, C., Plummer, T.W., Braun, D.R., Crittenden, A.N., Ditchfield, P.W., Bishop, L.C., Hertel, F., Oliver, J.S., Marlowe, F.W., Schoeninger, M.J., Potts, R., 2014. Old stones' song : Use-wear experiments and analysis of the Oldowan quartz and quartzite assemblage from Kanjera South (Kenya). *Journal of Human Evolution*. 72, 10–25.

- Levi Sala, I., 1986. Use wear and post-depositional surface modification : A word of caution. *Journal of Archaeological Science*. 13, 229–244.

- Morris, K., Goodall, J., 1977. Competition for Meat between Chimpanzees and Baboons of the Gombe National Park. *Folia Primatologica*. 28, 109–121.

- Pante, M.C., Njau, J.K., Hensley-Marschand, B., Keevil, T.L., Martin-Ramos, C., Peters, R.F., de la Torre, I., 2018. The carnivorous feeding behavior of early *Homo* at HWK EE, Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. *Journal of Human Evolution*. 120, 215–235.

- Plummer, T.W., 2004. Flaked Stones and Old Bones : Biological and Cultural Evolution at the Dawn of Technology. *American Journal of Physical Anthropology*. 125, 118–164.

- Plummer, T.W., Oliver, J.S., Finestone, E.M., Ditchfield, P.W., Bishop, L.C., Blumenthal, S.A., Lemorini, C., Caricola, I., Bailey, S.E., Herries, A.I.R., Parkinson, J.A., Whitfield, E., Hertel, F., Kinyanjui, R.N., Vincent, T.H., Li, Y., Louys, J., Frost, S.R., Braun, D.R., Reeves, J.S., Early, E.D.G., Onyango, B., Lamela-Lopez, R., Forrest, F.L., He, H., Lane, T.P., Frouin, M., Nomade, S., Wilson, E.P., Bartilol, S.K., Rotich, N.K., Potts, R., 2023. Expanded geographic distribution and dietary strategies of the earliest Oldowan hominins and *Paranthropus*. *Science*. 379, 561–566.

- Pobiner, B.L., 2020. The zooarchaeology and paleoecology of early hominin scavenging. *Evolutionary Anthropology : Issues, News, and Reviews*. 29, 68–82.

- Potts, R., Shipman, P., 1981. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*. 291, 577–580.

• Sussman, C., 1987. Résultats d'une étude des microtraces d'usure sur un échantillon d'artefacts d'Olduvai (Tanzanie). *L'Anthropologie*. 91, 375–380.

• Thompson, J.C., Carvalho, S., Marean, C.W., Alemseged, Z., 2019. Origins of the human predatory pattern: The transition to large-animal exploitation by early hominins. *Current Anthropology*. 60, 1–23.

• Toth, N., Schick, K., 2018. An overview of the cognitive implications of the Oldowan Industrial Complex. *Azania : Archaeological Research in Africa*. 53, 3–39.

• Venditti, F., Tirillò, J., Garcea, E.A.A.A., 2016. Identification and evaluation of post-depositional mechanical traces on quartz assemblages : An experimental investigation. *Quaternary International*. 424, 143–153.

• Von Koenigswald, G.H.R., Gentner, W., Lippolt, H.J., 1961. Age of the basalt flow at Olduvai, East Africa. *Nature*. 192, 720–721.

Introduction

Early hominins are distinguished from other primates not only by distinct anatomical traits, but also by the production and systematic use of stone tools. Early prehistoric archaeological sites preserve the remains of these lithic industries associated with faunal bone assemblages that are more or less fragmented. It was this fragmentation, identified in South African cave sites, that led Raymond Dart (1949) to propose the hypothesis of an «osteodontokeratic culture,» according to which bones, teeth, and horns were used as tools by *Australopithecines*. These interpretations were further supported by ethnographic observations (e.g., Lee and DeVore, 1968) and primatological studies (e.g., Morris and Goodall, 1977), which suggested that hunting behavior played a primary role in human evolution. However, the work of Brain (1981) and Binford (1981) demonstrated that carnivores play a major role in bone accumulation and fragmentation, calling into question an exclusively human origin for these assemblages. This shift in perspective was accompanied by the analysis of bone surface modifications, allowing more reliable identification of human activities through cut marks and percussion marks.

These data raise questions regarding the origins of the intensive production of lithic tools. Several hypotheses have been proposed (Pobiner, 2020): (1) an increase in meat consumption, (2) intensified competition with other predators, and (3) the development of new hunting strategies. Finally, a hypothesis advanced by Thompson and colleagues (2019) emphasizes an adaptation of predatory behaviors, in which lithic tools were extensively used in carcass scavenging. To further explore these issues, direct analysis of stone tools is required. Yet lithic studies have long focused on *chaîne opératoire* reconstruction and typology rather than function. Use-wear analysis, which identifies tool use through microscopic traces, therefore represents a crucial contribution, although it remains underdeveloped for early periods. This article thus aims to evaluate the functional role of lithic toolkits in relation to the exploitation of animal resources by early stone-tool-making hominins.

Olduvai Gorge (Tanzania): the HWKEE site, the last evidence of *Homo habilis* activities.

Olduvai Gorge in Tanzania (Fig. 1) occupies a central position in understanding the evolution of predatory behaviors. It forms an almost continuous reference sequence spanning nearly two million years, within which archaeological sites and lithic industries were described at an early stage (Leakey, 1934, 1971). In parallel, some of the first dating methods were tested in these contexts (Grommé and Hay, 1963; Leakey et al., 1961; von Koenigswald et al., 1961). Numerous hominin species were also described for the first time, including *Homo habilis*, considered the producer of early lithic industries (Leakey et al., 1964). Major methodological advances were achieved at Olduvai, particularly the identification of human activities on bone assemblages through cut marks and percussion marks (Bunn, 1981; Potts and Shipman, 1981). These new interpretive approaches refined debates concerning the exploitation of animal resources by hominins (e.g., Barr et al., 2022; Domínguez-Rodrigo, 2002; Pobiner, 2020).

The HWKEE site (Henrietta Wilfrida Korongo East East) (Fig. 1), dated to 1.7 Ma, represents a key site marking the last occurrence of *H. habilis* associated with a lithic industry (de la Torre et al., 2018; de la Torre and Mora, 2018). Excavated by M. Leakey in the 1970s and later by I. de la

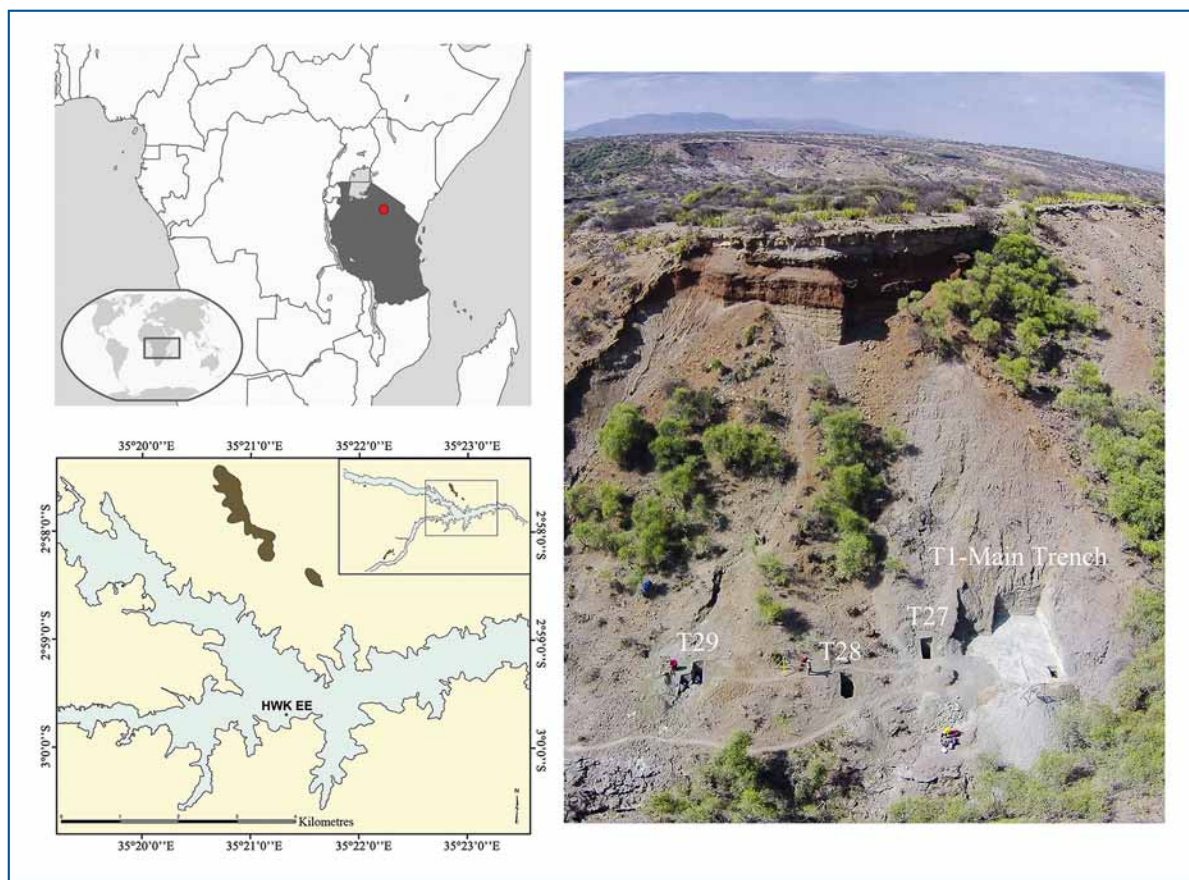


Figure 1: Location of Olduvai Gorge indicated by a red dot (A) (base map from Wikimedia Commons). Location of the studied site 'HWKEE' within the gorge (B), and aerial photograph of the archaeological excavations conducted by I. de la Torre (C) (modified after de la Torre et al., 2018).

Torre between 2009 and 2015, it constitutes one of the richest archaeological assemblages in Olduvai Gorge (de la Torre et al., 2018). The faunal remains display modifications produced by carnivores as well as by hominins, including cut marks on bovid bones (Pante et al., 2018). The lithic assemblage is also well preserved and includes a diversity of raw materials (volcanic rocks, quartzite, and chert—equivalent to flint) (de la Torre and Mora, 2018).

This study focused on chert and quartzite artifacts from the richest and best-preserved excavation levels documented by I. de la Torre. Artifacts larger than 2 cm with well-preserved cutting edges were examined. A total of 84 quartzite artifacts and 69 chert artifacts were included in the use-wear sample. Digital microscopy was used to identify surface use-wear traces (striations, polish, edge scarring, rounding). The orga-

nization, morphology, and type of these traces first allow differentiation between intentional actions and natural alterations. When intentional use is identified, it becomes possible to describe the type of motion performed (i.e., cutting, scraping), the hardness of the worked material (i.e., soft [meat] or hard [bone]), and ultimately to interpret the action carried out with the tool.

Butchery activities identified at Olduvai

a. HWKEE

Out of the 153 selected artifacts, 11 exhibit use-wear traces, including 8 quartzite and 3 chert artifacts (Fig. 2). Activities related to the processing of animal resources were identified on one chert artifact and four quartzite artifacts. For the remaining tools, only the direction of motion could be determined (cutting for four artifacts and scraping for two artifacts).

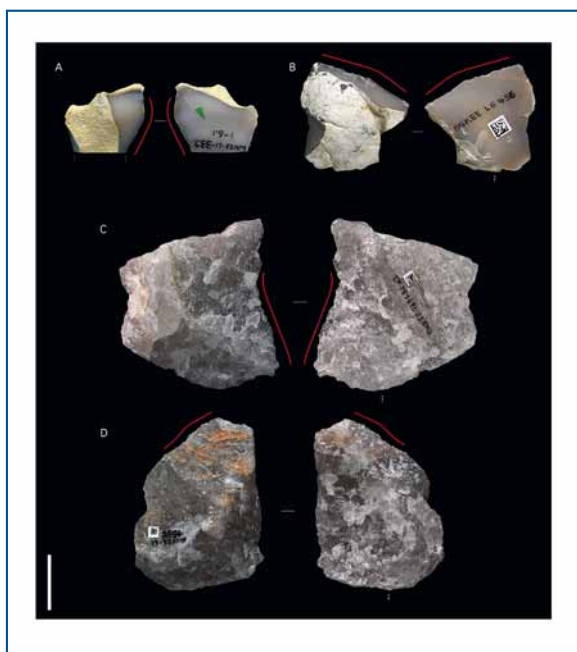


Figure 2: Photographs of artifacts from the HWKEE site exhibiting use-wear traces (used cutting edges indicated by red lines). A and B: chert artifacts. C and D: quartzite artifacts. The scale bar in the lower left represents 2 cm.

The butchery activities identified here correspond to carcass defleshing, based on the identification of stigmas associated with soft, fleshy materials, as well as evidence for the processing of bone material (Fig. 3). Several factors may explain the low rate of identified worked materials, including short tool use duration, post-depositional alteration of traces within sediments, and differential preservation of use-wear depending on the lithic raw material.

b. Results from previous studies

The earliest use-wear analyses conducted at Olduvai revealed limited use of lithic tools in butchery activities. At FLK-N (Sussman, 1987), dated to approximately 1.8 Ma, no wear related to carcass processing was identified; only two quartzite artifacts out of 105 showed traces associated with plant processing. Comparable results were obtained at FLK-W

(1.7 Ma), where analyses indicate a predominance of activities related to wood and plant processing, while traces associated with meat cutting are rare and sporadic (de Francisco Rodríguez, 2019). At SHK (1.2 Ma), although a few quartzite artifacts display microwear compatible with meat cutting or bone scraping, activities related to wood and other plant materials remain predominant (de Francisco Rodríguez, 2019). At the TK site (1.3 Ma), only a small proportion of artifacts—primarily quartzite—bear traces attributable to meat or hide cutting, while the majority of tools, including basalt artifacts, show use related to the processing of plant resources, wood, or tubers (Bello-Alonso et al., 2021). In many cases, only the type of motion employed (cutting, scraping, or both) can be identified. Overall, these studies converge on a common observation: while butchery activities are clearly documented, they represent a minority of tool uses, whereas the exploitation of plant materials appears systematic and dominant. Differences in the frequency of butchery-related traces may nevertheless be partly influenced by tool use duration, differential preservation of microwear, and variability in edge morphology depending on the lithic materials employed (Bello-Alonso et al., 2021).

Discussion

The identification of butchery activities has played a central role in debates on human evolution and its implications as a major evolutionary factor in the development of hominin cognitive capacities (Aiello and Wheeler, 1995; Toth and Schick, 2018). Evidence for these activities is preserved in both faunal and lithic records within sediments. When faunal remains are absent, as is the case at sites from the Shungura Formation (Ethiopia), the lithic record alone can provide

“Overall, these studies converge on a common observation: while butchery activities are clearly documented, they represent a minority of tool uses, whereas the exploitation of plant materials appears systematic and dominant.”

information on butchery activities (Galland, 2022). The identification of use-wear traces in such early contexts (Bello-Alonso et al., 2021; de Francisco Rodríguez, 2019; Galland, 2022; Keeley and Toth, 1981; Lemorini et al., 2014, 2019; Plummer et al., 2023) shows that different stages

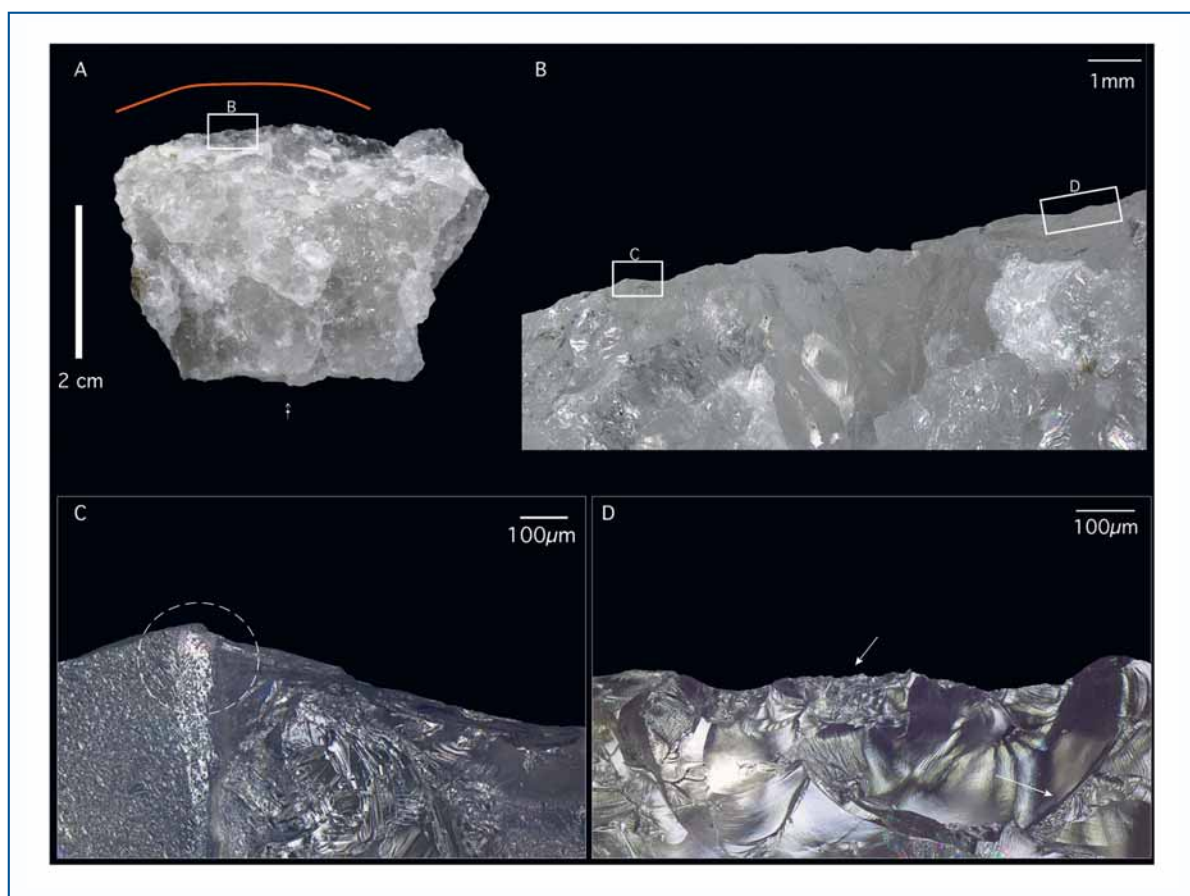


Figure 3: Quartzite artifact from HWKEE (T27_L32_681) exhibiting use-wear traces related to the processing of animal tissue. (A) Dorsal view of the artifact, with the red line indicating the used cutting-edge area. (B) Image taken with a stereomicroscope ($50\times$ magnification) showing a portion of the cutting edge, with: (C) a polished area (outlined with a dotted line) resulting from contact with bone ($400\times$), and (D) edge scarring (arrows) indicating bidirectional motion on a hard material ($200\times$). This artifact is interpreted as having been used in a butchery activity involving defleshing of animal tissue with contact on bone.

of butchery were performed, from skinning to defleshing.

The lithic record also informs us about the diversity of materials modified by hominins. Indeed, the processing of plants, wood, and tubers has been identified at several East African sites through use-wear analysis (Keeley and Toth, 1981; Sussman, 1987; Lemorini et al., 2014, 2019; de Francisco Rodriguez, 2019; Bello-Alonso et al., 2021; Plummer et al., 2023). Plant-material processing represents a substantial component of lithic tool function and is often associated with butchery activities. The use of distinct rock types according to activity has also been demonstrated, as at Kanjera South (Kenya), where rhyolite (a volcanic rock) and quartzite were preferentially

used for plant processing, whereas quartz was more commonly employed in butchery tasks (Lemorini et al., 2014, 2019). This selection reflects hominins' ability to anticipate and plan lithic tool production according to intended activities.

Identifying microwear in such early periods is a recognized challenge in use-wear analysis (Beyries, 1993) and helps explain the limited number of lithic artifacts with identifiable use-wear. This difficulty arises from multiple factors, including the great antiquity of the sites studied, post-depositional modification and alteration of sediments, and the intrinsic properties of lithic raw materials, which are themselves subject to long-term alteration. Use-wear traces may thus

be obscured, erased, or even mimicked by natural agents following abandonment and burial in sedimentary deposits (Levi Sala, 1986; Venditti et al., 2016; Galland et al., 2025). In addition to use-wear traces, residue analysis of worked materials trapped on tool surfaces may further elucidate the diversity of human behaviors during the Early Paleolithic (Domínguez-Rodrigo et al., 2001; Herrygers, 2002).

Conclusion

Use-wear analysis of the lithic assemblages from Olduvai Gorge shows that butchery activities, although attested among the earliest stone-tool makers, represent only part of the functional spectrum of lithic tools. Available data indicate recurrent exploitation of plant materials, suggesting that lithic tools were involved in a wide range of activities rather than being specialized exclusively for meat processing. This functional diversification implies deliberate decisions in the selection of lithic raw materials and anticipation of the tasks to be performed with the produced

tools. Thus, the systematic production of lithic tools does not solely reflect an intensification of animal product consumption, but rather forms part of broader subsistence strategies. Early hominins therefore appear as versatile tool users capable of adapting their technical behaviors to environmental constraints.

Acknowledgments

This article represents part of a postdoctoral research project funded by the Fyssen Foundation (2023–2025), conducted at the Laboratorio de Arqueología del Pleistoceno (Madrid, Spain) under the supervision of Ignacio de la Torre. I thank Ignacio de la Torre for granting access to the Olduvai material and for supporting my field-work stays through the OGAP (Olduvai Geochronology and Archaeology Project). I am especially grateful to the laboratory team for their warm welcome and assistance throughout this project. Finally, I thank the Olduvai field team, without whom this research would not have been possible.



Signatures saisonnières dans le Moustérien de Quina : résultats préliminaires des analyses des usures dentaires et du ciment appliquées aux grands ongulés de Combe-Grenal (Dordogne, France)

Alessandra LIVRAGHI

*Chercheuse Postdoctorale, UMR 5608 TRACES,
Université Toulouse Jean Jaurès, Toulouse, France.*

Résumé

Comprendre les stratégies de subsistance des Néandertaliens nécessite d'examiner l'organisation temporelle et la diversité de leurs pratiques de chasse. La présente étude utilise une approche multiproxies en quatre volets appliqués aux dents de chevaux et de bovinés afin d'explorer la saisonnalité des occupations par les Néandertaliens au Moustérien Quina à Combe-Grenal (Dordogne). Même si les rennes dominent le spectre faunique, les résultats de cette recherche montrent que les chevaux et les bovinés ont aussi joué un rôle important dans l'alimentation des groupes humains. Ces données nuancent la vision traditionnelle des groupes Quina comme spécialistes du Renne et montrent plutôt une stratégie adaptative plus complexe, avec flexibilité dans l'alimentation, mobilité dynamique et capacité de répondre à l'instabilité climatique et à la disponibilité saisonnière des ressources.

Mots-clés :

Saisonnalité, Usure dentaire, Paléolithique moyen, Moustérien Quina, Stratégies de chasse

Seasonal signals in the Quina Mousterian : preliminary results from dental wear and cementum analysis on large ungulates at Combe-Grenal (Dordogne, France)

Abstract

Understanding Neanderthal subsistence strategies requires exploring the timing and diversity of hunting practices. This study applies a fourfold multiproxy approach to horse and large bovid teeth to investigate Neanderthal seasonal occupation of the Quina layers of Combe-Grenal. While reindeer dominate the faunal spectrum, our results suggest that horses and bovids also played a significant role in Neanderthal diets. Data nuance the traditional view of Quina groups as reindeer specialists, highlighting instead a broader adaptive strategy characterized by dietary flexibility, dynamic mobility, and the capacity to respond to climatic instability and seasonal resource availability.

Keywords:

Seasonality, Dental wear, Middle Paleolithic, Quina Mousterian, Subsistence strategies

Introduction

Les stratégies de subsistance des Néandertaliens et leur relation avec l'environnement sont toujours des sujets importants pour les chercheurs. Elucider leur rapport aux ressources naturelles permet de mieux comprendre les interactions écologiques et environnementales, la flexibilité dans l'alimentation, le succès évolutif et la résilience aux changements climatiques. De manière plus large, les pratiques de chasse montrent aussi les capacités cognitives et l'organisation sociale des Néandertaliens, avec des comportements complexes comme la coopération, la planification et la communication.

De plus, la compréhension de la mobilité des groupes humains, ainsi que de l'organisation des activités dans l'espace et dans le temps, est essentielle pour appréhender la manière dont les chasseurs-cueilleurs font face aux variations saisonnières des ressources et structurent leur organisation sociale et économique (par exemple Conard et Prindiville, 2000 ; Delagnes et Rendu, 2011 ; Moncel et al., 2019 ; Rosell et al., 2012). Une forte mobilité est en ce sens utile : elle permet de ne pas épuiser les ressources locales, d'exploiter des ressources qui ne sont pas disponibles simultanément dans les mêmes espaces, d'ajuster la taille des groupes et de déplacer les sites d'occupation en fonction de la disponibilité de la nourriture, de l'eau et des sous-produits de la chasse. Cependant, l'identification de la saison d'occupation et la distinction entre des sites à occupations de courte ou de longue durée restent difficiles, en raison des processus taphonomiques qui masquent fréquemment les indices archéologiques. Malgré cela, les analyses archéozoologiques et taphonomiques fournissent des informations essentielles sur les pratiques de subsistance, notamment en ce qui concerne le traitement des carcasses, le transport des parties anatomiques, la sélection des proies et les modalités de coopération entre les membres du groupe (Costamagno et al., 2006 ; Daujeard et al., 2019 ; Marin et al., 2019, 2020 ; Rendu et al., 2023 ; Rodríguez-Hidalgo et al., 2017).

Une des questions essentielles concernant l'organisation socio-économique des Néandertaliens porte sur l'éventuelle saisonnalité des pratiques de chasse. Aujourd'hui, la saison et la durée

d'occupation des sites peuvent être étudiés grâce à plusieurs méthodes appliquées aux dents, comme les isotopes stables (Blumenthal et al., 2014 ; Britton et al., 2011 ; Julien et al., 2012), l'usure dentaire (Berlitz et al., 2023 ; Rivals et al., 2015a ; Ungar et al., 2008 ; Uzunidis et Rivals, 2023) et la cémentochronologie (Naji et al., 2022 ; Rendu, 2010 ; Rendu et Armand, 2009). Plus récemment, la combinaison de plusieurs méthodes a permis d'obtenir une précision supérieure à celle obtenue en utilisant chaque méthode prise isolément. Par exemple, une approche multiproxies combinant l'étude de l'usure dentaire et la cémentochronologie a été utilisée avec succès à Arbreda, Teixoneres et Covalejos en Espagne (Sánchez-Hernández et al., 2019, 2020), ainsi qu'à Fumane, De Nadale et San Bernardino dans le nord-est de l'Italie (Livraghi et al., 2022, 2025).

Dans cette étude, nous présentons une approche haute résolution combinant l'analyse des dépôts de ciment (cémentochronologie) et de l'usure dentaire (méso- et microusure) sur les dents de chevaux et de bovinés du site moustérien de Combe-Grenal dans le Sud-Ouest de la France. L'objectif est de mieux comprendre les stratégies de subsistance des Néandertaliens en se concentrant sur l'exploitation saisonnière de deux taxons dans le contexte spécifique du Moustérien de type Quina, qui est traditionnellement associé à des stratégies de subsistance spécialisées sur l'abattage de troupeaux de rennes. Par ailleurs, cette combinaison de méthodes permet de compenser la perte éventuelle d'information et la faible résolution des certaines données en offrant un cadre complet pour étudier l'occupation néandertalienne à l'échelle régionale.

Combe-Grenal

L'abri de Combe-Grenal (Dordogne, France ; Fig. 1) est situé sur le versant sud d'une petite vallée latérale de la rivière Dordogne, dans la région du Périgord. Le site a donné une séquence stratigraphique de 13 m d'épaisseur, et a été fouillée pendant tout le XX^e siècle, d'abord par Denis et Élie Peyrony (1929 et 1937), puis par François Bordes (1953-1965) (Bordes, 1972). Depuis 2014, le site est l'objet d'un nouveau programme de fouilles dirigé par J.-Ph. Faivre et E. Discamps (Discamps et Faivre, 2017). Dans la stratigraphie, Bordes a identifié 55 couches stratigraphiques, qui couvrent les MIS 6 à 3, faisant

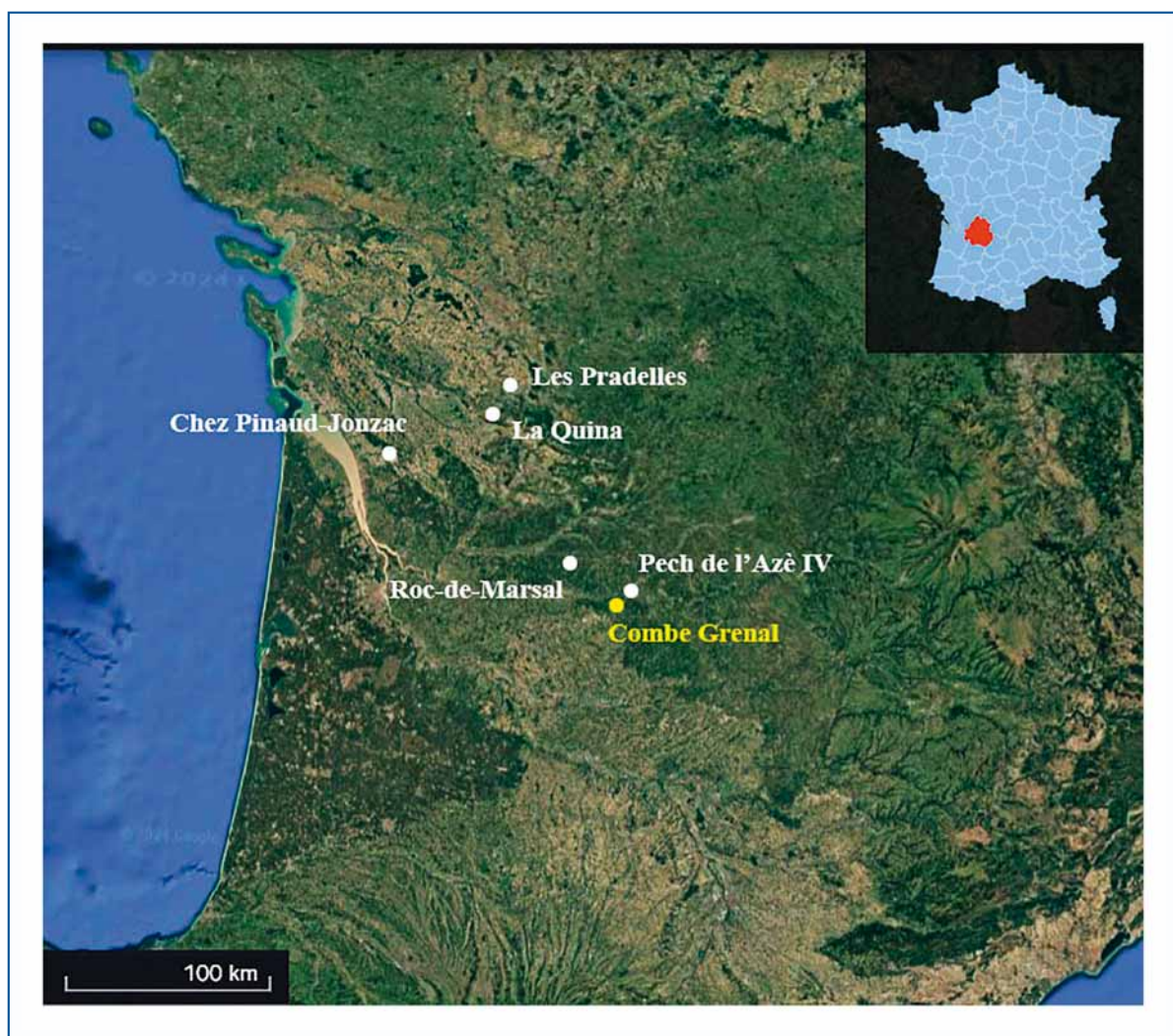


Figure 1 : Localisation du site.

de Combe-Grenal l'une des séquences du Paléolithique moyen les plus importantes d'Europe occidentale. Au-delà de sa chronologie exceptionnellement longue, le site a livré l'un des ensembles les plus riches et les plus singuliers du Moustérien dans la région. Le matériel mis au jour comprend des restes néandertaliens (Garalda et Vandermeersch, 2000 ; Gómez-Olivencia et al., 2013 ; Maureille et al., 2011), des centaines de milliers d'outils lithiques, qui ont été utilisés par Bordes pour définir les industries moustériennes (pour une synthèse, voir Faivre et al., 2014), des griffes de rapaces (Morin et Laroulandie, 2012), des pigments (Dayet et al., 2019), des retouchoirs en os (Tartar et al., 2022) et nom-

breux restes fauniques, qui ont été étudiés de manière intensive pendant les cinquante dernières années (pour une synthèse, voir Discamps et Faivre, 2017).

Dans cette étude, nous nous concentrons sur les couches Quina, numérotées 17 à 26 par F. Bordes. Ces couches ont été corrélées avec la fin du MIS 4 et l'événement Heinrich 6 (vers 65-60 ka cal BP) (Discamps et al., 2011 ; Discamps et Royer, 2017 ; Faivre et al., 2014), une période de forte instabilité climatique caractérisée par une tendance vers un environnement froid, ouvert et sec. L'analyse archéozoologique a montré un spectre faunique largement dominé par le Renne, suivi du Cerf élaphe, du Cheval et

des Bovinés (bisons des steppes et/ou aurochs) (Guadelli, 1987). Les travaux récents ont montré qu'il y a des biais importants de récolte dans certaines couches fouillées par Bordes : les proportions de grands herbivores sont probablement surestimées dans les collections Bordes, suite à la collecte préférentielle des dents et des gros ossements pendant les anciennes fouilles (Discamps et Faivre, 2017). Malgré ces problèmes, la collection Bordes reste utilisable pour certaines approches, et la méthodologie que nous présentons ici n'est pas affectée par ces biais.

Tab. 1 : Détails de l'échantillon sélectionné pour cette étude : analyses réalisées, taxon et provenance stratigraphique. DMTA = Dental Microwear Texture Analysis ; c. = couche archéologique.

		Bovinés				Equidés				Total
		c. 17-19	c. 20	c. 21-23	24-26	c. 17-19	c. 20	c. 21-23	c. 24-26	
Usures dentaires	Mésousure	-	2	6	2	22	8	106	23	169
	Microusure 2D	-	6	6	-	23	7	84	19	145
	DMTA (3D)	-	3	3	2	13	5	47	14	87
Cémentochronologie		-	-	3	-	2	-	11	1	17

Analyses des usures dentaires

L'analyse de mésousure évalue le relief et le caractère acéré des cuspides des molaires supérieures et inférieures afin d'estimer l'équilibre entre attrition et abrasion (Fortelius et Solounias, 2000). Les brouteurs présentent généralement des cuspides hautes et tranchantes, liées à une usure dominée par l'attrition, alors que les pisseurs montrent des cuspides basses et arrondies associées à des régimes riches en graminées abrasives. Les régimes mixtes se situent entre ces deux extrêmes. Des scores allant de 0 (tranchant) à 6 (émoussé) ont été attribués selon les protocoles établis (Fortelius et Solounias, 2000 ; Kaiser et al., 2013 ; Mihlbachler et al., 2011 ; Rivals et al., 2009a). Les dents non usées, excessivement usées ou fracturées ont été exclues. En total, 169 molaires ont été analysées (159 de chevaux et 10 de bovinés).

L'analyse de la micro-usure dentaire (2D) enregistre les trous et rayures présents sur la surface occlusale des dents, au niveau de l'émail, qui reflètent le régime alimentaire lors des derniers repas avant la mort (Grine, 1986). L'étude a été réalisée selon la méthodologie décrite par Solou-

Matériel et méthodes

Cette étude se concentre sur un échantillon de dents de chevaux et de bovinés sélectionnées dans les couches Quina de l'abri de Combe-Grenal (Tab. 1). Les niveaux considérés vont de la couche archéologique 17 à la couche 26, selon la stratigraphie établie pendant les fouilles réalisées par Bordes (Bordes, 1972). Les couches ont été regroupées en quatre blocs - c.17-19, c.20, c.21-23 et c.24-26 - conformément aux études récentes de la séquence stratigraphique (cf. Faivre et al. 2014 ; Berlioz et al., 2023).

nias et Semperebon (2002). Des moulages ont été produits à l'aide de silicone et de résine époxy (Camarós et al., 2016), puis observées sous un grossissement $\times 35$. Les microtraces ont été quantifiées dans une zone standardisée de 0,16 mm². Les résultats ont été comparés à une base de données de populations actuelles et sauvages d'ongulés à régime alimentaire connu (Solounias et Semperebon, 2002). Le comportement alimentaire des ongulés est fortement corrélé au nombre moyen de rayures (Nscr) et de trous (Npit). Dans les populations actuelles, les pisseurs présentent généralement des valeurs élevées de Nscr, tandis que les brouteurs montrent des valeurs plus faibles. Les animaux à régime mixte, qui alternent saisonnièrement (et/ou régionalement) entre broutage et pâturage, présentent des signatures qui se recouvrent partiellement. En outre, l'analyse de la micro-usure permet d'obtenir des informations sur la durée de l'occupation humaine en estimant l'étendue temporelle des épisodes de mortalité des ongulés (Rivals et al., 2009b, 2015b). Le coefficient de variation (CV) et l'écart-type (SD) de la variabilité des rayures ont été calculés et représentés sur une carte de chaleur divisée en

trois zones distinctes : A) une occupation correspondant à une saison ou moins ; B) une occupation plus longue qu'une saison ; et C) au moins deux événements distincts survenant au cours de saisons non contiguës. Sur les 183 molaires sélectionnées, 145 étaient utilisables pour l'analyse (133 de chevaux et 12 de bovinés).

L'analyse DMTA (Dental Microwear Texture Analysis) étudie les microtextures (3D) résultant de l'ingestion des aliments au cours des derniers jours ou semaines de la vie de l'animal et s'est révélée particulièrement précise pour caractériser les régimes alimentaires des espèces à comportement mixte (Calandra et Merceron, 2016 ; Merceron et al., 2010 ; Scott et al., 2006). Les acquisitions 3D ont été réalisées directement sur les moulages en silicone, sans production de moulages en résine époxy. Les moulages ont été pris sur la surface distale du protoconide ou sur la surface proximale de l'hypoconide, selon l'état de conservation des spécimens. Les deuxièmes molaires inférieures ont été privilégiées pour l'analyse. Chaque moulage a été scanné à l'aide d'un profilomètre confocal à lumière blanche Leica DCM8, avec un objectif $\times 100$. Dans cette étude, quatre paramètres ont été pris en compte car ils se sont révélés les plus significatifs pour décrire le régime alimentaire : la complexité fractale à l'échelle de la surface (Asfc), l'anisotropie exacte du relief à l'échelle de longueur (epLsar), l'échelle de complexité maximale (Smc) et l'hétérogénéité de la complexité fractale de surface (HAfc) (DeSantis, 2016 ; Scott, 2012 ; Scott et al., 2005, 2006 ; Ungar et al., 2003).

Les résultats obtenus pour les bovinés ont été comparés aux valeurs des espèces actuelles présentées par Scott (2012), qui fournit des données couvrant un large éventail de régimes alimentaires, depuis le pâturage obligatoire jusqu'au broutage obligatoire. En revanche, il n'existe pas de jeu de données de référence comparable pour les équidés. Étant donné que la majorité des équidés actuels sont des pisseurs, nous manquons d'un référentiel exhaustif pour des espèces vivantes présentant des régimes alimentaires variés. Toutefois, un échantillon d'*Equus quagga burchellii* et d'*Equus asinus* a été utilisé comme base comparative (Merceron, comm. pers.). Conformément à la littérature (Gagnon et Chew, 2000 ; Scott, 2012), les catégories alimentaires prises en compte sont définies sur la base des

pourcentages de fruits, de dicotylédones et de monocotylédones dans le régime alimentaire :

- Pisseurs obligatoires : $> 90\%$ de monocotylédones, avec peu ou pas de variation saisonnière ou géographique
- Pisseurs variables : $60\text{--}90\%$ de monocotylédones, avec des variations saisonnières
- Généralistes : $> 20\%$ de chacun des trois types d'aliments, forte variabilité saisonnière et régionale
- Brouteurs : $> 70\%$ de dicotylédones

Sur les 90 molaires sélectionnées pour l'analyse DMTA, 87 ont fourni des données fiables (79 de chevaux et 8 de bovinés).

Cémentochronologie

Plusieurs études biologiques ont mis en évidence un phénomène constant observé dans la dentition de nombreuses espèces de mammifères vivant dans des régions tempérées, subarctiques et arctiques : le ciment entourant les racines croît de manière régulière, suivant un schéma saisonnier prévisible, depuis l'éruption de la dent jusqu'à la fin du cycle de vie de l'animal (Klevezal' et Kleinenberg, 1969 ; Lieberman, 1994 ; Lieberman et Meadow, 1992 ; Pike-Tay, 1991).

Ce tissu incrémental, observé sous lumière transmise polarisée croisée, apparaît comme un dépôt stratifié caractérisé par des bandes alternées régulièrement. Chaque paire de bandes correspond à un cycle annuel. Dans chaque paire, une bande translucide plus épaisse (appelée ici TB, et dans la littérature désignée comme *ligne d'accrétion* ou *zone de croissance*) correspond à une période de croissance du tissu plus rapide et substantielle, généralement du printemps à l'automne, tandis qu'une bande opaque plus fine (désignée ici OB, et *ligne d'arrêt de croissance* ou *annulus* dans la littérature) correspond à des périodes de croissance réduite, comme en hiver. Par conséquent, l'âge de l'animal au moment de sa mort est déterminé en ajoutant le nombre de paires de bandes au moment de l'éruption de la dent, et la saison de mort est déduite des caractéristiques de la dernière bande visible.

L'analyse du ciment a été réalisée sur 17 spécimens, selon un protocole établi pour les applications archéologiques de cette méthode (pour une revue complète, Naji et al., 2022). Une dent par individu a été prélevée, en veillant à ce que les racines soient exemptes de dommages post-

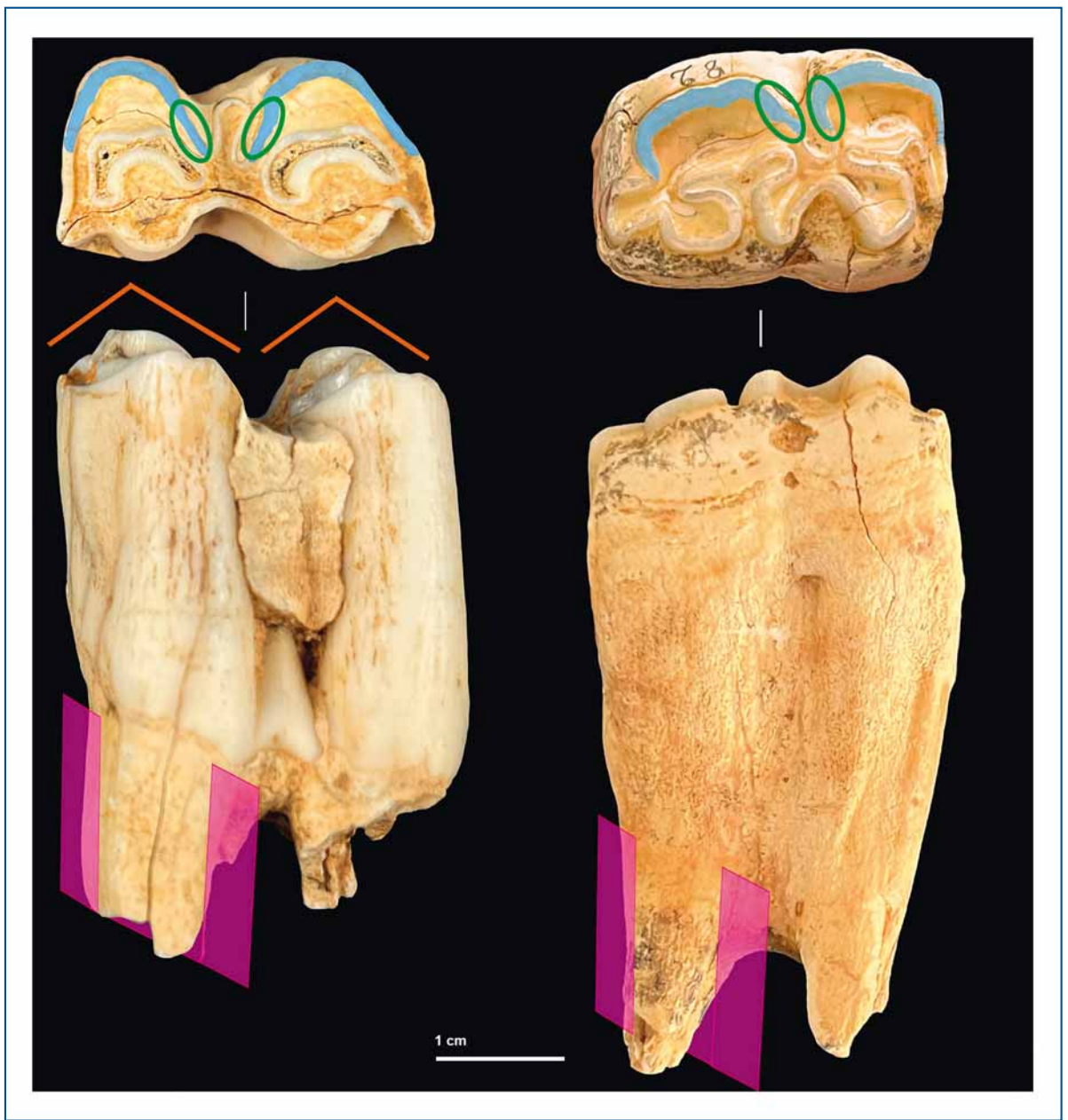


Figure 2 : Position des différentes zones observées sur les dents (ici, de cheval et de boviné) en fonction des méthodes d'analyses. Bleu : microusure 2D ; vert : DMTA ; orange : mésousure ; rose : cémento-chronologie.

mortem, de coloration au manganèse, de fissures dues à l'altération ou de concrétions.

Pour les bovinés, le cément acellulaire à fibres extrinsèques (AEFC) a été amélioré numériquement avec ImageJ afin de minimiser les biais liés à l'observateur (Lieberman et al., 1990), permettant de subdiviser la saison favorable en phases

précoce, moyenne et tardive (Gourichon, 2004 ; Rendu, 2007). Pour les chevaux, une subdivision plus fine n'était pas possible : les études montrent que la majorité des couches translucides se forment en été, avec une faible accumulation au printemps et en automne (Burke, 1993 ; Burke et Castanet, 1995 ; Greenfield et al., 2015).

Résultats

Analyses des usures dentaires

Les résultats préliminaires de l'analyse de mésousure indiquent deux tendances alimentaires distinctes entre les taxons : les chevaux montrent un signal de paisseurs, tandis que les bovinés présentent un signal plus dominé par le broutage (Fig. 3). Ces *patterns* semblent cohérents tout au long de la séquence.

Une observation plus détaillée des populations de chevaux montre que, du bloc c.24-26 au bloc c.17-19 (c'est-à-dire des couches les plus anciennes aux plus récentes), les valeurs de mésousure suggèrent un léger déplacement au sein de la catégorie de paisseur strict. En revanche, les données issues de la population de bovinés du bloc c.21-23 indiquent un signal de régime mixte ; toutefois, la taille de l'échantillon de bovinés est actuellement trop limitée pour permettre une interprétation robuste.

Les analyses de l'usure dentaire 2D et de la DMTA indiquent de manière cohérente un comportement alimentaire général de type mixte pour les deux espèces pendant les derniers jours de vie (Fig. 4). Les bovinés (Fig. 4A et 4C) du bloc c.20 montrent une tendance plus forte vers le broutage, tout en restant dans le spectre de l'alimentation mixte, tandis que les spécimens des blocs c.21-23 occupent une position plus intermédiaire. Pour le bloc c.24-26, seules les valeurs de la DMTA sont disponibles, et celles-ci indiquent un régime de mangeurs mixtes légèrement orienté vers le broutage.

Les populations de chevaux (Fig. 4B et 4C) montrent moins de variabilité que les bovinés : parmi les quatre blocs, seuls les chevaux du bloc c.24-26 se placent plus près de l'ellipse de confiance des brouteurs actuels, alors que dans les autres blocs ils restent dans le spectre des mangeurs mixtes. Les données de la DMTA

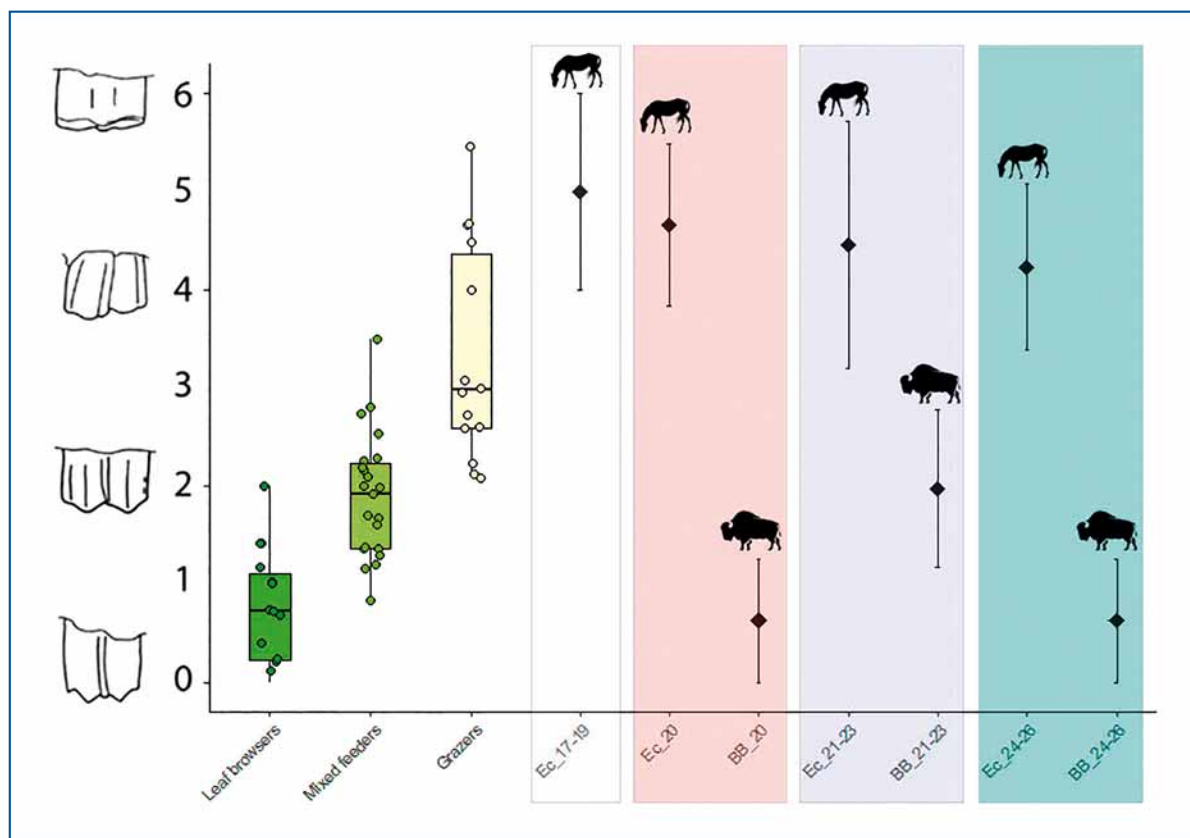


Figure 3 : Observations de mésousure. À gauche, les données comparatives des taxons actuels (Fortelius et Solounias, 2000 ; Solounias et Semperebon, 2002). Le stade 0 correspond à un type de cuspidés hautes et pointues (brouteurs) et le stade 6 à une molaire complètement émoussée, sans relief occlusal (paisseurs).

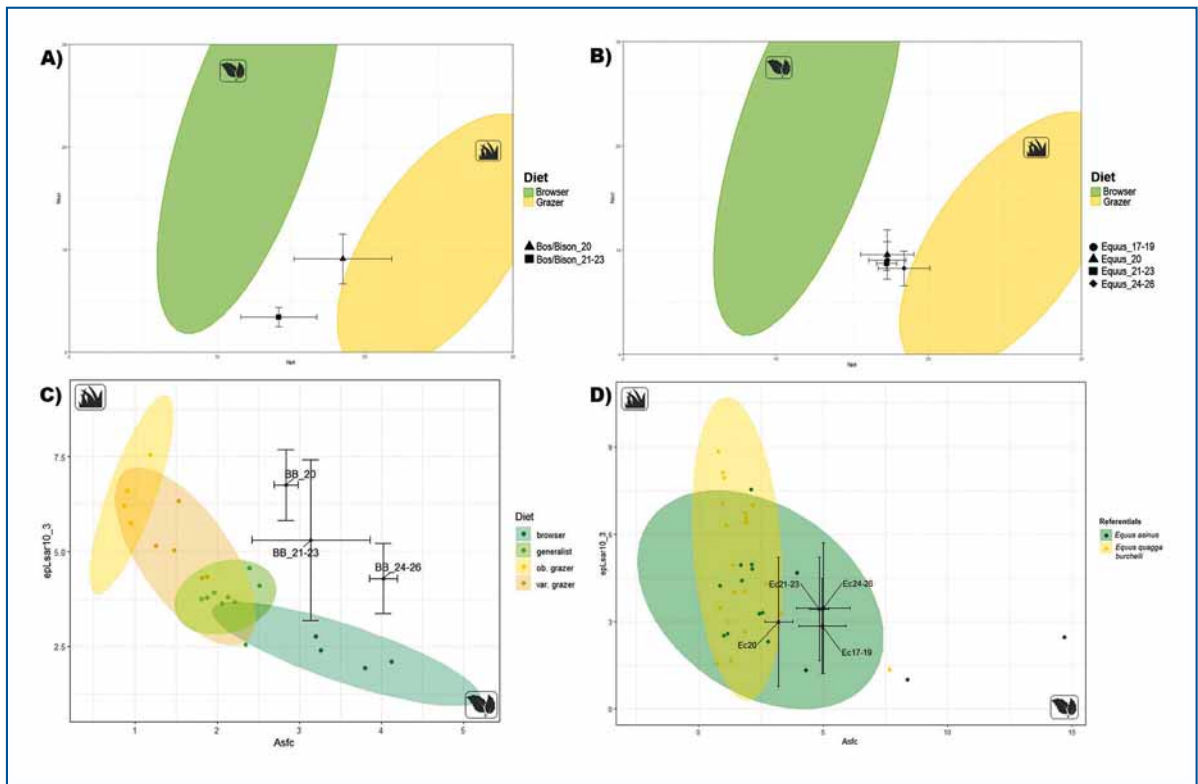


Figure 4 : Résultats de microusure 2D (A, B) et de DMTA (C, D). Distribution du nombre moyen de trous et de rayures dans les populations de *Bos/Bison* (A) et dans les populations de *Equus* sp. (B). Les ellipses pleines correspondent aux ellipses de confiance gaussiennes ($p = 0,95$) autour du centroïde des brouteurs folivores et des paisseurs actuels selon Solounias et Semperebon (2002). Les blocs c.17–19 et c.24–26 ne sont pas représentés dans A, car aucune donnée fiable de microusure 2D n'était disponible pour les populations de *Bos/Bison*. Distribution des paramètres $epLsar10_3$ et $Asfc$ pour *Bos/Bison* (C) et *Equus* sp. (D), avec des ellipses basées sur Scott (2012) et Merceron, comm. pers.

confirment en général cette tendance, en se regroupant à l'intérieur de l'ellipse de confiance pour *Equus asinus* et loin des valeurs de *Equus quagga*, qui représente un signal de broutage strict. Les valeurs des chevaux du bloc c.20 sont cohérentes avec les résultats de l'usure dentaire 2D, car elles se situent dans la zone de chevauchement et n'indiquent pas exclusivement une population strictement brouteuse.

Les deux échantillons de bovidés des niveaux c.20 et c.21-23 montrent une forte variabilité du signal de microusure, et se placent dans la zone [B] de la carte de chaleur basée sur des populations modernes avec des événements de mortalité connus (Fig. 5A). Le même schéma est observé pour *Equus* sp. de c.21-23 et c.24-26 (Fig. 5B), ce qui indique un événement de mortalité qui a duré plus qu'une seule saison.

Les valeurs pour *Equus* sp. de c.17-20 tombent dans la zone de probabilité d'erreur et ne sont donc pas informatives, tandis que les données de c.20 montrent une faible variabilité, se plaçant dans la zone [A], correspondant à un événement de mortalité de courte durée.

Cémentochronologie

En utilisant la technique de cémentochronologie, 17 des 31 dents initialement sélectionnées (54,9 %) ont donné des résultats exploitables, chacune présentant au moins une région d'intérêt adaptée à l'observation (ROI). 14 spécimens ont été exclus, soit en raison de l'absence de ciment préservé, soit parce que le ciment ne montrait pas de stratification lisible. Des altérations fongiques et bactériennes, ainsi que des phénomènes de recristallisation, ont fortement compliqué l'observation.

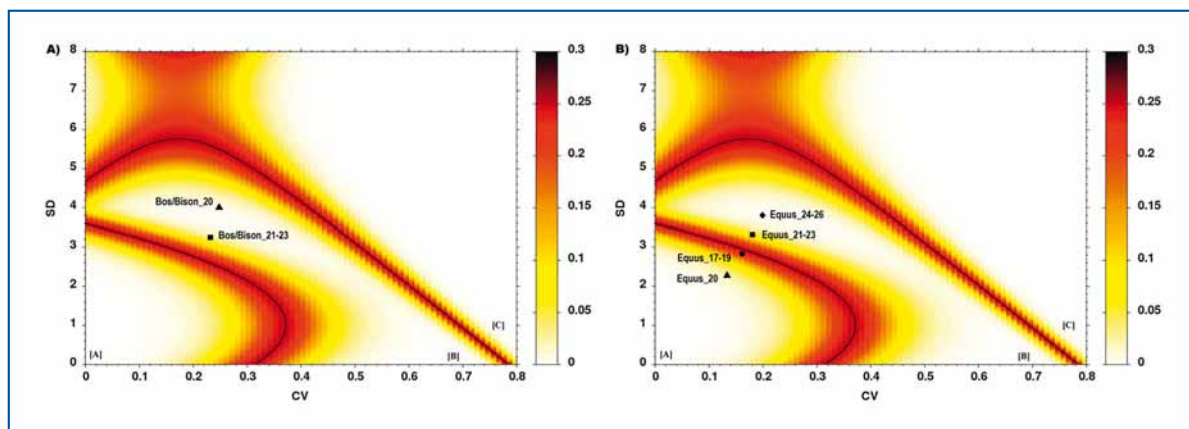


Figure 5 : Données de microusure 2D pour *Bos/Bison* (A) et *Equus* sp. (B) Diagramme biviarié : écart-type (SD) et coefficient de variation (CV) calculés à partir du nombre de rayures. La carte de chaleur représente les lignes de séparation entre les trois zones avec la probabilité d'erreur. [A] occupations sur une saison ou moins ; [B] plus long qu'une saison ; [C] au moins deux occupations saisonnières séparées survenues dans des saisons non consécutives.

Le seul bloc montrant une conservation relativement meilleure est c.21-23, qui a fourni 14 molaires avec une information interprétable sur la saison de mort (en noir sur la Fig. 6). En revanche, une seule molaire de cheval était lisible pour c.17-19 (en bleu, Fig. 6), et deux pour c.24-26 (en rouge, Fig. 6). Les résultats préliminaires se concentrent sur c.21-23. Les lames minces indiquent des événements de chasse aux chevaux tout au long de l'année, tandis que les bovidés montrent au moins deux épisodes distincts : un en hiver et un autre pendant la saison favorable, entre la fin de l'été et le début de l'automne. Une croissance irrégulière des couches de ciment chez les chevaux empêche une analyse plus détaillée lorsque la dernière bande correspond à la saison favorable. Les deux chevaux de c.24-26 présentent une bande opaque (OB) et une bande translucide (TB) très fine, indiquant l'hiver et le début du printemps comme saisons probables de mort. Un seul cheval de c.17-19 montre une TB très épaisse, suggérant une mort possible à la fin de la saison favorable.

Discussion

Les résultats préliminaires de l'analyse multiproxies des dents de chevaux et bovinés sont encourageants et offrent un potentiel important pour mieux comprendre les stratégies de subsistance néandertaliennes du Moustérien de type Quina.

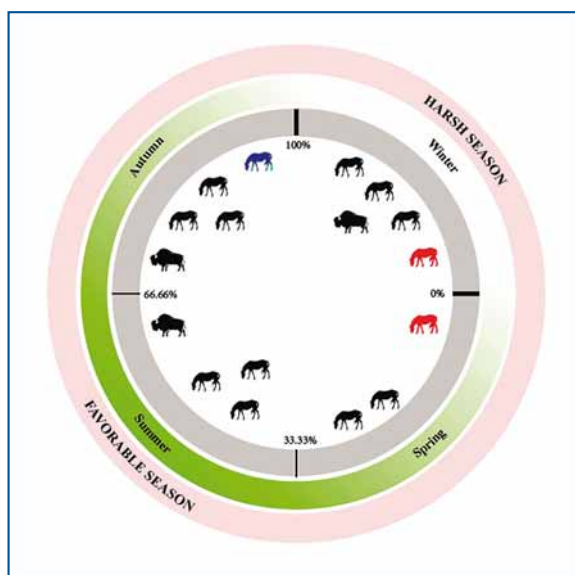


Figure 6 : Représentations schématiques des événements de chasse pour *Bos/Bison* et *Equus* sp (données cémento-chronologiques). En bleu, c.17-19 ; en noir, c.21-23 ; en rouge, c.24-26. Les pourcentages correspondent au degré de développement de la dernière bande translucide de ciment (TB).

À Combe-Grenal, les données de mésosure montrent des différences alimentaires importantes entre chevaux et bovinés : les équidés présentent un signal clairement paisseur, tandis que les bovinés indiquent des tendances plus vers le broutage ou un régime mixte. Ces résultats sont cohérents avec les exigences écologiques

des deux taxons et correspondent à l'environnement en mosaïque reconstruit pour la fin du MIS 4, où des habitats ouverts de type steppe coexistaient avec des zones un peu plus boisées (Sánchez Goñi, 2022, 2020).

Les analyses de microusure 2D et DMTA précisent cette image, en montrant que chevaux et bovinés présentaient généralement un régime alimentaire mixte dans les derniers jours ou semaines de vie. De manière intéressante, les chevaux ne montrent pas un signal strictement pisseur dans toute la séquence, mais se situent plutôt dans le spectre mixte, avec seulement le bloc le plus ancien (c.24-26) qui approche l'ellipse des pisseurs. Cette variabilité peut suggérer une certaine flexibilité écologique chez les équidés, probablement liée à des fluctuations environnementales et/ou saisonnières à court terme, même si les espèces actuelles du genre *Equus* sont considérées comme presque exclusivement pisseurs (Mihlbachler et al., 2011 ; Schulz and Kaiser, 2013). Cela pourrait aussi indiquer un contexte environnemental particulier autour de Combe-Grenal, avec un paysage plus fragmenté et diversifié près du site (ce qui expliquerait le signal mixte en microusure), comparé au reste du territoire exploité par les chevaux, où le signal de mésousure reste typiquement pisseur.

Indépendamment du contexte climatique, les chevaux du Paléolithique moyen montrent généralement un signal de mésousure indiquant un régime de pisseur (par exemple Rivals et al., 2008 ; Uzunidis et al., 2017), souvent avec des scores élevés qui reflètent des régimes à base d'aliments abrasifs. Cependant, certaines populations montrent parfois des variations, allant du pisseur au régime mixte avec une contribution notable de broutage, surtout pendant les périodes interglaciaires (e.g. Rivals et al., 2015a, 2009a). À l'inverse, les signaux de microusure 2D sont plus variables et couvrent un spectre plus large entre pisseur et brouteur (Rivals et al., 2015a, 2009a ; Rivals and Lister, 2016 ; Uzunidis, 2021). Cette tendance peut refléter des changements saisonniers dans l'alimentation (Uzunidis et al., 2017). Ces éléments renforcent l'idée que les chevaux du Pléistocène étaient principalement pisseurs, mais qu'ils conservaient la capacité d'élargir leur régime alimentaire selon les saisons, une stratégie qui aurait favorisé leur

résilience face aux changements environnementaux du MIS 4.

À Combe-Grenal, les bovinés montrent des variations plus marquées entre les blocs : tendance plus pisseurs en c.20 et des signaux plus mixtes en c.21-23 et c.24-26. Ces différences peuvent refléter à la fois une diversité taxonomique au sein de ce groupe (présence à la fois d'aurochs et de bisons des steppes) ainsi qu'une variabilité saisonnière. Ces résultats sont cohérents avec des études récentes (Berlioz et al., 2023) qui soulignent que les bovinés adoptaient souvent des régimes mixtes dans des paysages en mosaïque, avec coexistence de forêts et prairies ouvertes.

L'analyse de la variabilité de la microusure 2D contribue aussi à reconstruire la durée des épisodes d'occupations. Les données montrent une alternance entre épisodes courts et plus longs, suggérant que les stratégies de chasse néandertaliennes n'étaient pas uniformes en durée ou en intensité. La forte variabilité observée pour les deux taxons dans les blocs c.21-23 et c.24-26 indique des accumulations sur des périodes plus longues qu'une seule saison, ou plusieurs événements courts distribués pendant l'année. Par contre, les chevaux du bloc c.20 présentent une faible variabilité, compatible avec un épisode de mortalité de courte durée, peut-être lié à une chasse ciblée ou répétée dans la même saison. Comme aucun matériel adapté à l'analyse du ciment n'a été récupéré dans ce niveau, il n'est pas possible de préciser la saison des événements. Le bloc c.20 est particulièrement intéressant pour l'exploitation différenciée des deux taxons : tandis que les chevaux montrent une faible variabilité, les bovinés maintiennent une variabilité plus élevée, ce qui peut soutenir l'hypothèse d'une exploitation plus prolongée dans le temps des bovinés. Ce schéma pourrait être lié à la disponibilité des espèces dans l'environnement proche, mais aussi à des facteurs comme la composition des troupeaux, la qualité de la viande ou d'autres produits secondaires qui ont pu influencer les stratégies de subsistance.

Les données de cémentochronologie soutiennent cette interprétation. Pour le bloc c.21-23, les chevaux ont été chassés pendant toute l'année, alors que les bovinés ont été abattus en hiver ainsi que durant la bonne saison. Cela confirme que les Néandertaliens à Combe-

Grenal exploitaient leurs proies à différentes périodes de l'année, sans une spécialisation saisonnière stricte. Les données pour c.17-19 et c.24-26 restent limitées à cause du petit nombre d'échantillons ; elles indiquent au moins un événement de chasse en automne (c.17-19) et des épisodes en hiver et au printemps (c.24-26). Cependant, les données ne permettent pas exclure complètement la possibilité d'autres saisons pour ces blocs.

En général, ces résultats nuancent l'image traditionnelle des groupes du Moustérien de type Quina comme spécialistes exclusifs des chasses aux rennes. Même si le Renne reste dominant dans le spectre faunique, les résultats montrent que les chevaux et les bovinés étaient aussi exploités régulièrement et que leur capture n'était pas limitée à des saisons spécifiques – ce qui pouvait compléter l'acquisition des carcasses de rennes.

Cette stratégie plus large de subsistance montre un niveau élevé de flexibilité, avec des Néandertaliens qui adaptaient leurs pratiques de chasse à la disponibilité des différentes proies tout au long de l'année. En plus, l'alternance entre événements de mortalité courts et plus longs suggère un schéma de mobilité dynamique, où les groupes faisaient parfois des occupations brèves et ciblées et parfois restaient plus longtemps ou revenaient plusieurs fois sur le site.

Conclusion

Cette étude a analysé les dents de chevaux et bovinés des niveaux Quina de Combe-Grenal avec quatre méthodes complémentaires. Ensemble, ces approches permettent de reconstruire le régime alimentaire de ces animaux et d'estimer la saison de leur mort. L'objectif était de mieux comprendre les choix de chasse néandertaliens et de vérifier si leurs activités étaient liées à des saisons spécifiques.

Les résultats montrent que, même si le Renne est l'espèce la plus représentée sur le site, les

chevaux et bovinés ont probablement joué un rôle important dans l'alimentation néandertalienne. Ces deux types de proies présentent des comportements alimentaires flexibles qui reflètent des conditions environnementales variées.

Les données suggèrent que la chasse ne se produisait pas seulement lors d'une unique saison, mais à différents moments de l'année. Des occupations brèves ont probablement alterné avec des phases plus longues ou répétées, indiquant un modèle de mobilité flexible et une utilisation du territoire adaptable.

Ces résultats remettent en question l'idée d'une spécialisation stricte des Néandertaliens du Quina

dans la chasse au Renne. Ils suggèrent plutôt des stratégies de subsistance plus larges et adaptatives dans le Sud-Ouest de la France, avec une exploitation diversifiée des proies tout au long de l'année et une gestion souple des occupations du site.

“L'intégration des analyses de mésosure, microusure 2D, DMTA et de cémento-chronologie permet d'obtenir une image détaillée du comportement néandertalien à Combe-Grenal, montrant une exploitation stratégique et flexible des ongulés dans un système capable de répondre aux instabilités climatiques et aux fluctuations saisonnières.”

Remerciements

L'auteure tient à remercier la Fondation Fyssen pour le soutien apporté à cette recherche. Elle exprime également sa gratitude à Emmanuel Discamps et Jean-Philippe Faivre pour l'autorisation d'étudier le matériel et pour leurs précieux conseils. Le Musée National de Préhistoire à Les Eyzies-de-Tayac est chaleureusement remercié pour l'accès aux collections. Enfin, elle remercie Gildas Merceron pour son aide avec les collections modernes, ainsi que Florent Rivals et Emmanuel Discamps pour ses commentaires et suggestions sur les résultats. L'auteure remercie chaleureusement le laboratoire UMR 5608 TRACES (Université Toulouse Jean Jaurès) ainsi que la plateforme Archéo-Science pour l'accès aux équipements et aux infrastructures techniques, et Eric Pubert pour la réalisation des lames minces.

Bibliographie

• Berlioz, E., Capdepon, E., Discamps, E., 2023. A long-term perspective on Neanderthal

environment and subsistence : Insights from the dental microwear texture analysis of hunted ungulates at Combe-Grenal (Dordogne, France). *PLoS One* 18, e0278395.

- Blumenthal, S.A., Cerling, T.E., Chritz, K.L., Bromage, T.G., Kozdon, R., Valley, J.W., 2014. Stable isotope time-series in mammalian teeth : In situ $\delta^{18}\text{O}$ from the innermost enamel layer. *Geochim. Cosmochim. Acta* 124, 223–236.

- Bordes, F., 1972. *Tale of Two Caves*. Harper Collins, New York, NY.

- Boulbes, N., van Asperen, E.N., 2019. Biostratigraphy and Palaeoecology of European Equus. *Front. Ecol. Evol.* 7, 463349.

- Britton, K., Grimes, V., Niven, L., Steele, T.E., McPherron, S., Soressi, M., Kelly, T.E., Jaubert, J., Hublin, J.-J., Richards, M.P., 2011. Strontium isotope evidence for migration in late Pleistocene Rangifer : implications for Neanderthal hunting strategies at the Middle Palaeolithic site of Jonzac, France. *J. Hum. Evol.* 61, 176–185.

- Burke, A., 1993. Applied skeletochronology : the horse as human prey during the Pleniglacial in southwestern France. *Archeol. Pap. Am. Anthropol. Assoc.* 4, 145–150.

- Burke, A., Castanet, J., 1995. Histological observations of cementum growth in horse teeth and their application to archaeology. *J. Archaeol. Sci.* 22, 479–493.

- Calandra, I., Merceron, G., 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mamm. Rev.* 46, 215–228.

- Camarós, E., Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., 2016. Make it clear : molds, transparent casts and lightning techniques for stereomicroscopic analysis of taphonomic modifications on bone surfaces. *J. Anthropol. Sci.* 94, 223–230.

- Conard, N.J., Prindiville, T.J., 2000. Middle palaeolithic hunting economies in the Rhineland. *Int. J. Osteoarchaeol.* 10, 286–309.

- Costamagno, S., Liliane, M., Cédric, B., Vandermeersch, B., Maureille, B., 2006. Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France) : A mousterian reindeer hunting camp ? *J. Anthropol. Archaeol.* 25, 466–484.

- Daujeard, C., Vettese, D., Britton, K., Béarez, P., Boulbes, N., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Lateur, N., Pike-Tay, A., Rivals, F., Allué, E., Chacón, M.G., Puaud, S., Richard, M., Courty, M.-A., Gallotti, R., Hardy, B., Bahain,

J.J., Falguères, C., Pons-Branchu, E., Valladas, H., Moncel, M.-H., 2019. Neanderthal selective hunting of reindeer ? The case study of Abri du Maras (south-eastern France). *Archaeol. Anthropol. Sci.* 11, 985–1011.

- Dayet, L., Faivre, J.-P., Le Bourdonnec, F.-X., Discamps, E., Royer, A., Claud, E., Lahaye, C., Cantin, N., Tartar, E., Queffelec, A., Gravina, B., Turq, A., d'Errico, F., 2019. Manganese and iron oxide use at Combe-Grenal (Dordogne, France) : A proxy for cultural change in Neanderthal communities. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 25, 239–256.

- Delagnes, A., Rendu, W., 2011. Shifts in Neanderthal mobility, technology and subsistence strategies in western France. *J. Archaeol. Sci.* 38, 1771–1783.

- DeSantis, L.R.G., 2016. Dental microwear textures : reconstructing diets of fossil mammals. *Surf. Topogr.* 4. <https://doi.org/10.1088/2051-672X/4/2/023002>

- Discamps, E., Faivre, J.-P., 2017. Substantial biases affecting Combe-Grenal faunal record cast doubts on previous models of Neanderthal subsistence and environmental context. *J. Archaeol. Sci.* 81, 128–132.

- Discamps, E., Jaubert, J., Bachellerie, F., 2011. Human choices and environmental constraints : deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times (MIS 5-3) in southwestern France. *Quat. Sci. Rev.* 30, 2755–2775.

- Discamps, E., Royer, A., 2017. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France : A multi-scale approach using data from large and small mammal communities. *Quat. Int.* 433, 64–87.

- Faivre, J.-P., Discamps, E., Gravina, B., Turq, A., Guadelli, J.-L., Lenoir, M., 2014. The contribution of lithic production systems to the interpretation of Mousterian industrial variability in south-western France : The example of Combe-Grenal (Dordogne, France). *Quat. Int.* 350, 227–240.

- Fortelius, M., Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient : a new method for reconstructing Paleodiets. *American Museum Novitates* 2000, 1–36.

- Gagnon, M., Chew, A.E., 2000. Dietary Preferences in Extant African Bovidae. *J Mammal* 81, 490–511.
- Garralda, M.-D., Vandermeersch, B., 2000. Les Néandertaliens de la grotte de Combe-Grenal (Domme, Dordogne, France) / The Neanderthals from Combe-Grenal cave (Domme, Dordogne, France). *Paléo* 12, 213–259.
- Gómez-Olivencia, A., Garralda, M.D., Vandermeersch, B., Madelaine, S., Arsuaga, J.-L., Maureille, B., 2013. Two newly identified Mousterian human rib fragments from Combe-Grenal (Domme, France). *Paléo* 229–234.
- Gourichon, L., 2004. Faune et saisonnalité : L'organisation temporelle des activités de subsistance dans l'Épipaléolithique et le Néolithique précéramique du Levant nord (Syrie) (PhD). Université Lumière - Lyon II.
- Greenfield, H.J., Moore, N.C., Steppan, K., 2015. Estimating the age- and season-of-death for wild equids : A comparison of techniques utilising a sample from the late neolithic site of bad Buchau-dullenried, Germany. *Open Quat.* 1. <https://doi.org/10.5334/oq.ac>
- Grine, F.E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus* : a quantitative analysis of permanent molar microwear. *J. Hum. Evol.* 15, 783–822.
- Guadelli, J.-L., 1987. Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien. Bordeaux 1.
- Julien, M.-A., Bocherens, H., Burke, A., Drucker, D.G., Patou-Mathis, M., Krotova, O., Péan, S., 2012. Were European steppe bison migratory ? 18O, 13C and Sr intra-tooth isotopic variations applied to a palaeoethological reconstruction. *Quat. Int.* 271, 106–119.
- Kaiser, T.M., Müller, D.W.H., Fortelius, M., Schulz, E., Codron, D., Clauss, M., 2013. Hypsodonty and tooth facet development in relation to diet and habitat in herbivorous ungulates : implications for understanding tooth wear. *Mamm. Rev.* 43, 34–46.
- Kleveza', G.A., Kleinenberg, S.E., 1969. Age Determination of Mammals from Annual Layers in Teeth and Bones. Academy of Sciences of the USSR.
- Lieberman, D.E., 1994. The biological basis for seasonal increments in dental cementum and their application to archaeological research. *J. Archaeol. Sci.* 21, 525–539.
- Lieberman, D.E., Deacon, T.W., Meadow, R.H., 1990. Computer image enhancement and analysis of cementum increments as applied to teeth of *Gazella gazella*. *J. Archaeol. Sci.* 17, 519–533.
- Lieberman, D.E., Meadow, R.H., 1992. The biology of cementum increments (with an archaeological application). *Mamm. Rev.* 22, 57–77.
- Livraghi, A., Rivals, F., Marcuzzan, D., Persani, M., 2025. From teeth to seasons : Integrated analysis on ungulate game applied to two late Neanderthals' contexts in the Italian Alps. *Quat. Sci. Rev.* 350, 109160.
- Livraghi, A., Rivals, F., Rendu, W., Persani, M., 2022. Neanderthals' hunting seasonality inferred from combined cementochronology, mesowear, and microwear analysis : case studies from the Alpine foreland in Italy. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 14, 51.
- Marin, J., Daujeard, C., Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Vettese, D., Rivals, F., Boulbes, N., Crégut-Bonnoure, E., Lateur, N., Gallotti, R., Arbez, L., Puaud, S., Moncel, M.-H., 2020. Neanderthal faunal exploitation and settlement dynamics at the Abri du Maras, level 5 (south-eastern France). *Quat. Sci. Rev.* 243, 106472.
- Marin, J., Rodríguez-Hidalgo, A., Vallverdú, J., Gómez de Soler, B., Rivals, F., Rabuñal, J.R., Pineda, A., Chacón, M.G., Carbonell, E., Saladié, P., 2019. Neanderthal logistic mobility during MIS3 : Zooarchaeological perspective of Abric Romaní level P (Spain). *Quat. Sci. Rev.* 225, 106033.
- Maureille, B., Garralda, M.D., Madelaine, S., Turq, A., Vandermeersch, B., 2011. Le plus ancien enfant d'Aquitaine : Combe-Grenal 31 (Domme, France). *Paléo* 189–202.
- Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., Verheyden-Tixier, H., 2010. Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations ? *PLoS One* 5, e9542.
- Muhlbachler, M.C., Rivals, F., Solounias, N., Semprebon, G.M., 2011. Dietary change and evolution of horses in North America. *Science* 331, 1178–1181.
- Moncel, M.-H., Fernandes, P., Willmes, M., James, H., Grün, R., 2019. Rocks, teeth, and tools : New insights into early Neanderthal mobi-

lity strategies in South-Eastern France from lithic reconstructions and strontium isotope analysis. *PLoS One* 14, e0214925.

- Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One* 7, e32856.

- Naji, S., Rendu, W., Gourichon, L., 2022. Dental Cementum in Anthropology. Cambridge University Press.

- Pike-Tay, A., 1991. L'analyse du ciment dentaire chez les cerfs : l'application en préhistorique. *Paleo* 3, 149–166.

- Rendu, W., 2010. Hunting behavior and Neanderthal adaptability in the Late Pleistocene site of Pech-de-l'Azé I. *J. Archaeol. Sci.* 37, 1798–1810.

- Rendu, W., 2007. Planification des activités de subsistance au sein du territoire des derniers Moustériens Cémento-chronologie et approche archéozoologique de gisements du Paléolithique moyen (Pech-de-l'Azé I, La Quina, Mauran) et Paléolithique supérieur ancien (Isturitz) (PhD). Université Bordeaux 1.

- Rendu, W., Armand, D., 2009. Saisonnalité de prédation du Bison du gisement moustérien de la Quina (Gardes-le-Pontaroux, Charente), niveau 6c. Apport à la compréhension des comportements de subsistance. *Bull. Soc. préhist. fr.* 106, 679–690.

- Rendu, W., Renou, S., Koliassnikova, A., Baumann, M., Plisson, H., Discamps, E., Soulier, M.-C., Gicqueau, A., Augoyard, M., Bocquel, M., Guerin, G., Shnaider, S., Kolobova, K., 2023. Neanderthal subsistence at Chez-Pinaud Jonzac (Charente-Maritime, France) : A kill site dominated by reindeer remains, but with a horse-laden diet? *Frontiers in Ecology and Evolution* 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1085699>

- Rivals, F., Julien, M.-A., Kuitens, M., Van Kolfschoten, T., Serangeli, J., Drucker, D.G., Bocherens, H., Conard, N.J., 2015a. Investigation of equid paleodiet from Schöningen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses : Archaeological implications. *J. Hum. Evol.* 89, 129–137.

- Rivals, F., Lister, A.M., 2016. Dietary flexibility and niche partitioning of large herbivores through the Pleistocene of Britain. *Quat. Sci. Rev.* 146, 116–133.

- Rivals, F., Prignano, L., Semperebon, G.M., Lozano, S., 2015b. A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear. *Sci. Rep.* 5, 17330.

- Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T., 2008. Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14-12) at the Caune de l'Arago (France). *Paleobiology* 34, 117–127.

- Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T.M., 2009a. Late and middle Pleistocene ungulates dietary diversity in Western Europe indicate variations of Neanderthal paleoenvironments through time and space. *Quat. Sci. Rev.* 28, 3388–3400.

- Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T.M., 2009b. A new application of dental wear analyses : estimation of duration of hominid occupations in archaeological localities. *J. Hum. Evol.* 56, 329–339.

- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Ollé, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2017. Human predatory behavior and the social implications of communal hunting based on evidence from the TD10.2 bison bone bed at Gran Dolina (Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* 105, 89–122.

- Rosell, J., Cáceres, I., Blasco, R., Bennàsar, M., Bravo, P., Campeny, G., Esteban-Nadal, M., Fernández-Laso, M.C., Gabucio, M.J., Huguet, R., Ibáñez, N., Martín, P., Rivals, F., Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., 2012. A zooarchaeological contribution to establish occupational patterns at Level J of Abric Romaní (Barcelona, Spain). *Quat. Int.* 247, 69–84.

- Sánchez Goñi, M.F., 2022. The climatic and environmental context of the Late Pleistocene, in : Romagnoli, F., Rivals, F., Benazzi, S. (Eds.), *Updating Neanderthals*. Academic Press, pp. 17–38.

- Sánchez Goñi, M.F., 2020. Regional impacts of climate change and its relevance to human evolution. *Evol. Hum. Sci.* 2, e55.

- Sánchez-Hernández, C., Gourichon, L., Pubert, E., Rendu, W., Montes, R., Rivals, F., 2019. Combined dental wear and cementum analyses in ungulates reveal the seasonality of Neanderthal occupations in Covalejos Cave (Northern Iberia). *Scientific Report* 9, 14335.

- Sánchez-Hernández, C., Gourichon, L., Soler, J., Soler, N., Blasco, R., Rosell, J., Rivals,

F., 2020. Dietary traits of ungulates in northeastern Iberian Peninsula : Did these Neanderthal preys show adaptive behaviour to local habitats during the Middle Palaeolithic ? *Quaternary International* 557, 47–62.

- Schulz, E., Kaiser, T.M., 2013. Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla) : Feeding ecology of the genus *Equus*. *Mamm. Rev.* 43, 111–123.

- Scott, J.R., 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia* 76. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0083>

- Scott, R., Ungar, P., Bergstrom, T.S., Brown, C., Grine, F., Teaford, M., Walker, A., 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436, 693–695.

- Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Childs, B.E., Teaford, M.F., Walker, A., 2006. Dental microwear texture analysis : technical considerations. *J. Hum. Evol.* 51, 339–349.

- Solounias, N., Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *Am. Mus. Novit.* 2002, 1–49.

- Tartar, E., Legrand-Pineau, A., Claud, E., Costamagno, S., Discamps, E., Faivre, J.-P., 2022. Informal But Specialized : Mousterian Bone Hiding Tools from Combe-Grenal (Dordogne, France). *PaleoAnthropology* 2022. <https://doi.org/10.48738/2022.ISS2.112>

- Ungar, P.S., Brown, C.A., Bergstrom, T.S., Walkers, A., 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning* 25, 185–193.

- Ungar, P.S., Scott, P.S., Scott, J.R., Teaford, M., 2008. Dental microwear analysis : historical perspectives and new approaches, in : Irish, J.D., Nelson, G.C. (Eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 389–425.

- Uzunidis, A., 2021. Middle Pleistocene Variations in the Diet of *Equus* in the South of France and Its Morphometric Adaptations to Local Environments. *Quaternary* 4, 23.

- Uzunidis, A., Rivals, F., 2023. Where and when ? Combining dental wear and death seasons to improve paleoenvironmental reconstruction through ungulate diets. *J. Archaeol. Sci. : Rep.* 52, 1–15.

- Uzunidis, A., Rivals, F., Brugal, J.P., 2017. Relation between morphology and dietary traits in horse jugal upper teeth during the Middle Pleistocene in Southern France. *Quaternaire* 28, 303–312.

Introduction

Neanderthal subsistence strategies and human-environment interactions have always been appealing topics for researchers. Their relationship with natural resources is key to understanding ecological and environmental interactions, dietary flexibility, evolutionary success, and resilience to fluctuating climates. More broadly, subsistence practices shed light on Neanderthal cognitive abilities and social organization, reflecting complex behaviors such as cooperation, planning, and communication.

Moreover, understanding the mobility of human groups and the spatial and temporal organization of their activities is crucial to exploring how hunter-gatherers coped with seasonal resource fluctuations and structured their society both socially and economically (e.g. Conard and Prindiville, 2000; Delagnes and Rendu, 2011; Moncel et al., 2019; Rosell et al., 2012). High mobility has been highlighted as advantageous: it prevents resource depletion, allows groups to exploit resources that are unevenly distributed in time and space, enables flexible group size, and supports the relocation of settlements based on the availability of food, water, or hunting by-products. Identifying the season of occupation and distinguishing between short- and long-term settlements, however, remains challenging, since taphonomic processes often obscure the original evidence. Nonetheless, zooarchaeological and taphonomic analyses provide valuable insights into subsistence practices, including carcass processing, skeletal part transport, prey selection, and group coope-

ration (e.g. Costamagno et al., 2006; Daujeard et al., 2019; Marín et al., 2020, 2019; Rendu et al., 2023; Rodríguez-Hidalgo et al., 2017).

Among the many questions surrounding Neanderthal flexibility, one of the most debated concerns is how faunal assemblages can detect the possible presence of seasonal hunting patterns. Today, both the seasonality and duration of site occupation can be investigated through analytical methods applied to teeth, including stable isotope analysis (Blumenthal et al., 2014; Britton et al., 2011; Julien et al., 2012), dental wear analyses (Berlitz et al., 2023; Rivals et al., 2015a; Ungar et al., 2008; Uzunidis and Rivals, 2023), and cementochronology (Naji et al., 2022; Rendu, 2010; Rendu and Armand, 2009). In recent decades, the integration of multiple proxies is overcoming the limitations of individual methods, offering higher resolution insights.

Here, we present a high-resolution, fourfold approach combining cementum increment and dental wear analyses (both meso- and microwear) on horse and large bovid teeth from the Middle Paleolithic site of Combe Grenal in southwestern France. The aim of the study is to shed new light on Neanderthal subsistence strategies by focusing on the seasonal exploitation of two taxa within the specific context of the Quina Mousterian, which has traditionally been associated with the monospecific exploitation of reindeer. Moreover, this combination methodologies allows us to overcome a possible lack of information and low-resolution data and offers a comprehensive framework for investigating Neanderthal occupation at a regional scale.

Combe-Grenal

The Combe-Grenal rock shelter (Dordogne, France; Fig. 1) opens on the southern slope of a narrow lateral valley of the Dordogne River in the Périgord region. It yielded a 13 m thick stratigraphic sequence that was excavated throughout the 20th century, initially by Denis and Elie Peyrony (1929 and 1937) and later by François Bordes (1953-1965) (Bordes, 1972). Since 2014, the site has been the focus of a new field project led by J.-Ph. Faivre and E. Discamps (Discamps and Faivre, 2017).

Within the stratigraphy, Bordes identified 55 stratigraphic layers (*couches*), spanning from

MIS 6 to 3, establishing Combe-Grenal as one of the most important Middle Paleolithic sequences in Western Europe. Beyond its unusually long chronology, the site has yielded one of the richest and most unique records of the Middle Paleolithic in the region. Over the past decades, materials recovered from the site have included Neanderthal skeletal remains (Garrauda and Vandermeersch, 2000; Gómez-Olivencia et al., 2013; Maureille et al., 2011), hundreds of thousands of lithic implements, which served as the basis for Bordes's definition of the Mousterian industries (for a review, see (Faivre et al., 2014), raptors claws (Morin and Laroulandie, 2012), pigments (Dayet et al., 2019), bone retouchers (Tartar et al., 2022) and an incredible amount of faunal remains, which have been intensively studied over the last fifty years (for a review, see Discamps and Faivre, 2017). In this study, we focused on the Quina layers, from 17 to 26, following Bordes's stratigraphy. The layers have been correlated with the end of MIS 4 and the Heinrich Event 6 (around 65-60 ka cal BP) (Discamps et al., 2011; Discamps and Royer, 2017; Faivre et al., 2014), a period of strong climatic instability characterized by the tendency towards an open and dry environment.

The zooarchaeological analysis has highlighted a faunal spectrum largely dominated by reindeer, followed by red deer, horse, and large bovids (steppe bison and/or aurochs) (Guadelli, 1987). Recent fieldwork has revealed recovery biases in some of Bordes' layers, such that the proportions of large herbivores are likely overestimated due to preferential collection of teeth and larger bone fragments during Bordes' excavations (Discamps and Faivre, 2017). Despite these issues, Bordes' collections remain invaluable and the methodology presented here is unaffected by such recovery bias.

Material and methods

This study focuses on a sample of horse and bovid teeth selected from the Quina layers of Combe-Grenal rock shelter (Tab. 1). The layers considered in this study range from couche (i.e. archaeological layer) 17 to couche 26, following the stratigraphy established during the excavations conducted by Bordes (Bordes, 1972). The layers have been grouped into four blocks – c.17-19, c.20, c.21-23, c.24-26 – in line with recent studies of the stratigraphic sequence.

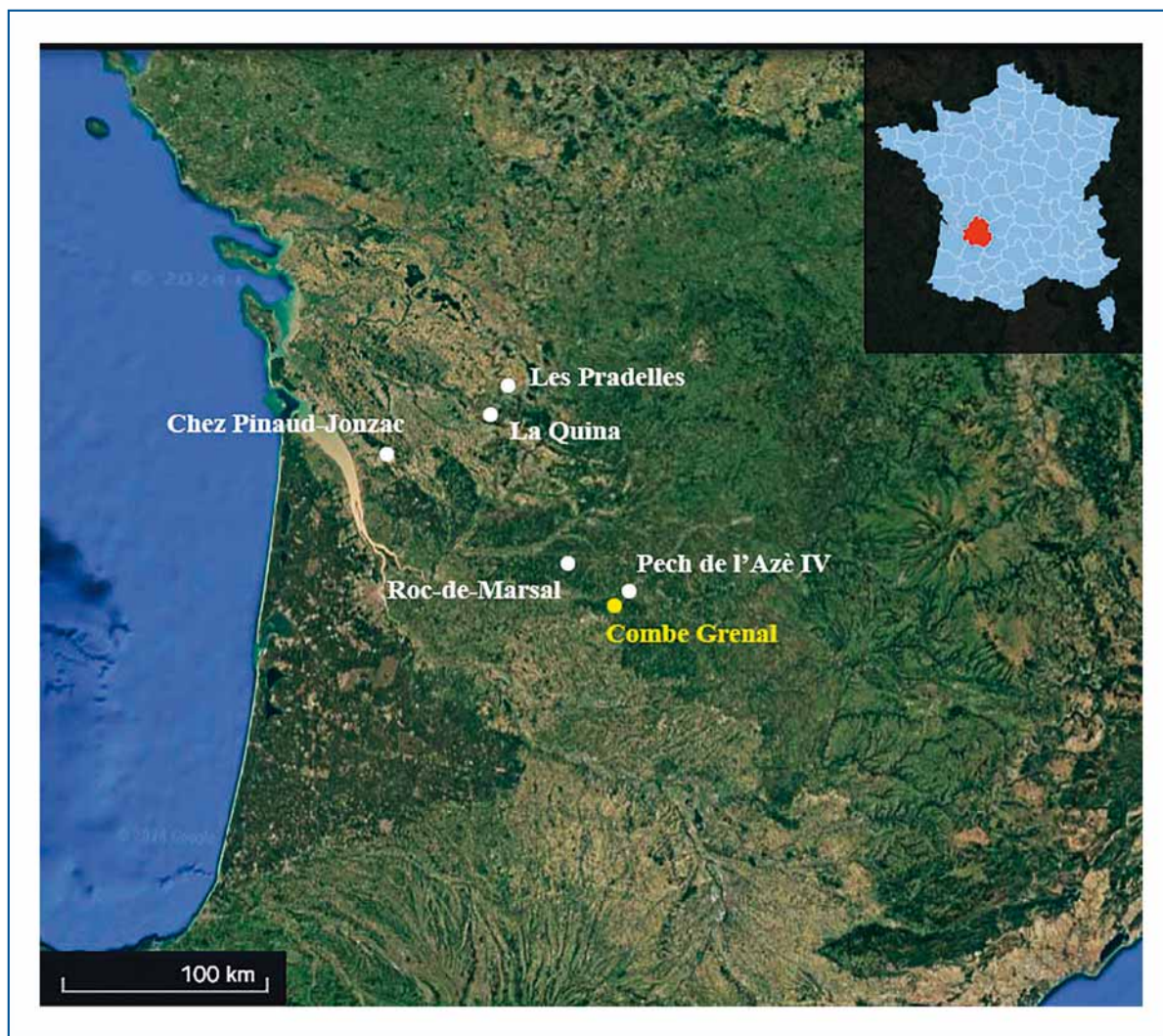


Figure 1: Site location.

Tab. 1: Details of the selected sample for this study: taxa, stratigraphic provenance, and analyses performed. DMTA = Dental Microwear Texture Analysis; c. = *couche* (archaeological layer).

		Bovidae				Equus sp.				Total
		c. 17-19	c. 20	c. 21-23	24-26	c. 17-19	c. 20	c. 21-23	c. 24-26	
Dental wear	Mesowear	-	2	6	2	22	8	106	23	169
	Microwear	-	6	6	-	23	7	84	19	145
	DMTA	-	3	3	2	13	5	47	14	87
Cementochronology		-	-	3	-	2	-	11	1	17

Dental wear analyses

Mesowear assesses cusp relief and sharpness on upper and lower molars to evaluate the balance between attrition and abrasion (Fortelius and Solounias, 2000). Browsers typically show high, sharp cusps due to attrition, while grazers display low, rounded cusps linked to abrasive grass diets; mixed feeders fall in between. Scores from 0 (sharp) to 6 (blunt) were assigned following established methods (Fortelius and Solounias, 2000; Kaiser et al., 2013; Mihlbachler et al., 2011; Rivals et al., 2009a). Teeth that were unworn, excessively worn, or fractured were excluded. A total of 169 molars were examined (159 from horse, 10 from bovids).

Microwear records microscopic pits and scratches on enamel surfaces, reflecting diet in the last meals before death (Grine, 1986). Procedures followed (Solounias and Semprebon, 2002) with replicas prepared in silicone and epoxy resin (Camarós et al., 2016) and analyzed under $\times 35$ magnification. Features were quantified in standardized 0.16 mm^2 areas. The results were compared with a database of extant and wild ungulate species with known diets (Solounias and Semprebon, 2002). The feeding behavior of ungulates is strongly associated with the average number of scratches (Nscr) and pits (Npit). In contemporary populations, grazers typically exhibit a wear pattern with high Nscr values, while browsers show lower Nscr values. Mixed feeders, which alternate seasonally (and/or regionally) between browsing and grazing, display an overlap of these patterns. Furthermore, microwear analysis provided insights into the temporal extent of human occupation by estimating the duration of ungulate mortality events (Rivals et al., 2015b, 2009b). The coefficient of variation (CV) and standard deviation (SD) of scratches variability were calculated and plotted in a heat map divided into three distinct areas: A) a season-long or shorter period; B) a period longer than a season; and C) at least two separate events occurring in non-contiguous seasons. Out of 183 selected molars, 145 were suitable for analysis (133 from horse, 12 from bovids).

DMTA (Dental Microwear Texture Analysis) microfeatures resulting from ingested food items during the last days or weeks of an animal's life and it has proven to be more accurate in characterizing the traits of mixed feeders (e.g. Calandra

and Merceron, 2016; Merceron et al., 2010; Scott et al., 2006). 3D scanning is performed directly on the silicone molds, rather than creating epoxy casts. The molds were created on the distal facet of the protoconid or the proximal facet of the hypoconid, depending on the preservation state of the specimen. Lower second molars were preferentially selected for analysis. Each mold was scanned with a Leica DCM8 white light confocal surface profilometer with a $100\times$ objective. In this study we considered four parameters that proved to be more significative to describe the diet: area-scale fractal complexity (Asfc), exact proportion of the length-scale anisotropy of the relief (epLsar), scale of maximum complexity (Smc), heterogeneity of the area-scale fractal complexity (HAfc) (DeSantis, 2016; Scott, 2012; Scott et al., 2005, 2006; Ungar et al., 2003). The results for bovids were compared with the values of extant species presented in Scott (2012), which provides data for a broad range of known diets, corresponding to a continuum of dietary niches from obligate grazing to obligate browsing. In contrast, no comprehensive dataset is available for equids to compare dental microwear texture parameters. Since most extant equids are grazers, we lack an exhaustive reference for living species with different diets. However, we used a sample of *Equus quagga burchellii* and *Equus asinus* as a comparative baseline (Merceron, comm. pers.). Following the literature (Gagnon and Chew, 2000; Scott, 2012), the dietary categories taken into account here are based on the percentages of fruits, dicotyledons and monocotyledons included in the diet:

- Obligate grazers: $> 90\%$ monocotyledons, little to no seasonal or geographic variation
- Variable grazers: $60 - 90\%$ monocotyledons, varies seasonally
- Generalists: $> 20\%$ of all three types of food, highly variable by season and region
- Browsers: $> 70\%$ dicotyledons
- Of 90 molars selected, 87 yielded reliable data (79 from horse, 8 from bovids).

Cementochronology

Several biological studies have highlighted a consistent phenomenon observed in the dentition of a wide range of mammalian species inhabiting temperate, sub-arctic, and arctic regions: the cementum surrounding the roots undergoes regular growth, following a predictable seasonal

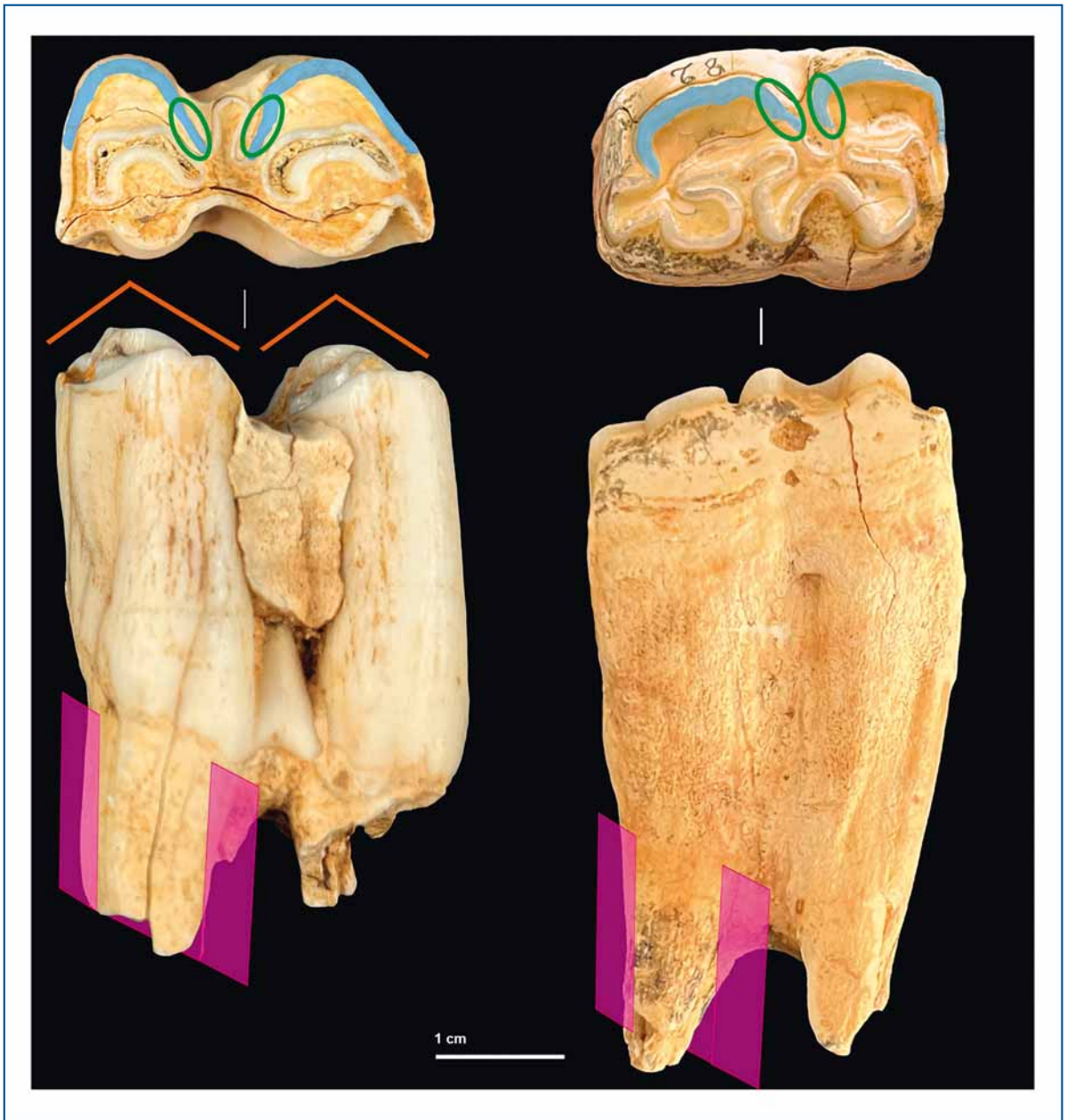


Figure 2: Position of the different observations on the specimens. Blue: 2D Microwear; Green: DMTA; Orange: mesowear; Pink: cementochronology.

pattern from tooth eruption until the end of the animal's life cycle (Klevezal' and Kleinenberg, 1969; Lieberman, 1994; Lieberman and Meadow, 1992; Pike-Tay, 1991). This incremental tissue, when viewed under transmitted cross-polarized light, presents as a stratified deposit, characterized by regularly alternating bands. Each pair of these bands is correlated to one annual cycle.

Within each pair, a thicker, translucent band (referred to as TB, accretion line, or growth layer) corresponds to a period of more substantial and rapid tissue growth, typically occurring from spring to autumn, while a thinner, opaque band (designated here as OB, the «line of arrested growth») corresponds to intervals of diminished tissue growth, such as during winter months.

Consequently, the animal's age at death is determined by adding the number of layer pairs to the time of tooth eruption, while the identification of the season of death is inferred from the characteristics of the last band.

Cementum analysis was performed on 17 specimens following an established protocol for archaeological applications of this method (for a comprehensive review, see (Naji et al., 2022)). We sampled one tooth per individual, ensuring that the roots were free from post-mortem damage, manganese staining, weathering cracks, or concretions.

For bovids, acellular extrinsic fiber cementum (AEFC) was digitally enhanced with ImageJ to minimize observer bias (Lieberman et al., 1990), allowing subdivision of the favorable season into early, middle, and late phases (Gourichon, 2004; Rendu, 2007). For horses, finer subdivision was not feasible: studies show that most translucent

layers form in summer, with minor deposition in spring and autumn (Burke, 1993; Burke and Castanet, 1995; Greenfield et al., 2015).

Results

Dental wear analyses

Preliminary mesowear results indicate two distinct dietary tendencies between the taxa: horses are shifted toward a grazing signal, whereas bovids exhibit a more browsing-dominated signal (Fig. 3). These patterns appear consistent throughout the sequence. A closer observation of the horse populations shows that from blocks c.24–26 to c.17–19 (i.e., from the oldest to the most recent layers), mesowear values suggest a slight shift within the strict grazing category. In contrast, data from the bovid population in block c.21–23 point toward a mixed-feeding signal; however, the bovids sample size is currently too limited to support a robust interpretation.

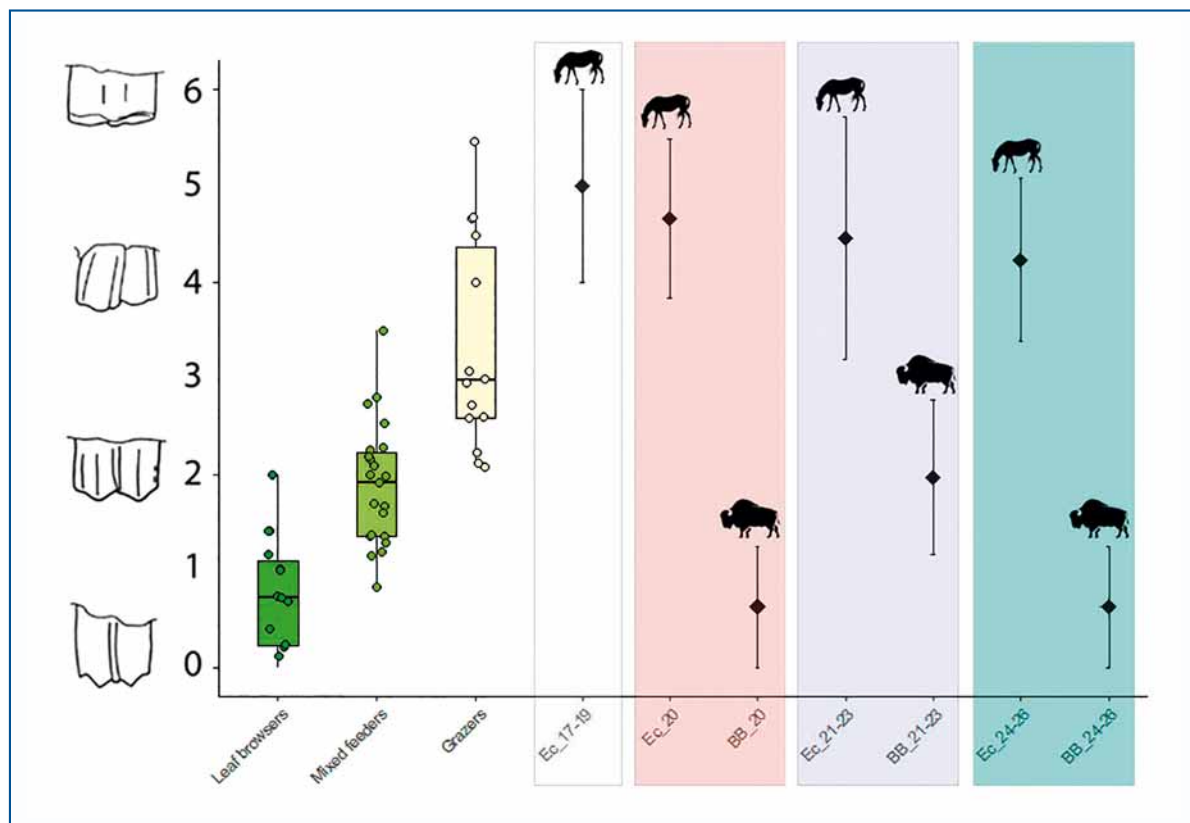


Figure 3: Mesowear observations. On the left, the comparative data from the extant taxa (Fortelius and Solounias, 2000; Solounias and Semprebon 2002). Stage 0 corresponds to a high and sharp cusps type (browsers) and stage 6 to a completely blunt with no relief profile molar (grazers).

Both 2D microwear and DMTA consistently indicate a general mixed-feeding behavior for both species during the last days of life (Fig. 4). Bovids (Fig. 4A and 4C) from block c.20 display a stronger grazing tendency, while still within the mixed-feeding spectrum, whereas specimens from block c.21–23 occupy a more intermediate position. For block c.24–26, only DMTA values are available, and these point to a mixed-feeding diet slightly shifted toward browsing.

Horse populations (Fig. 4B and 4C) show fewer differences than bovines: among the four blocks, only the horses from c.24–26 plot closer to the confidence ellipse of extant grazers, whereas in the other blocks they remain within the mixed-feeding spectrum. DMTA data generally confirm this tendency, clustering within the confidence ellipse for *Equus asinus* and distant from the values of *Equus quagga*, which represents a strict grazing signal. Values for horses in block c.20 are

consistent with the 2D microwear results, as they fall within the overlapping area and do not exclusively indicate a strictly grazing population.

Both the bovid samples from c.20 and c.21–23 show high variability in the microwear signal, plotting in zone [B] of the heatmap based on modern populations with known mortality events (Fig. 5A). The same pattern is observed for *Equus* sp. from c.21–23 and c.24–26 (Fig. 5B), indicating a mortality event lasting longer than a single season. Values for *Equus* sp. from c.17–20 fall within the error-probability area and are therefore not informative, whereas data for c.20 show low variability, plotting in zone [A], the short-duration mortality event area.

Cementochronology

Using the cementochronology technique, 17 out of the 31 initially selected teeth (54.9%) produced positive results, each presenting at

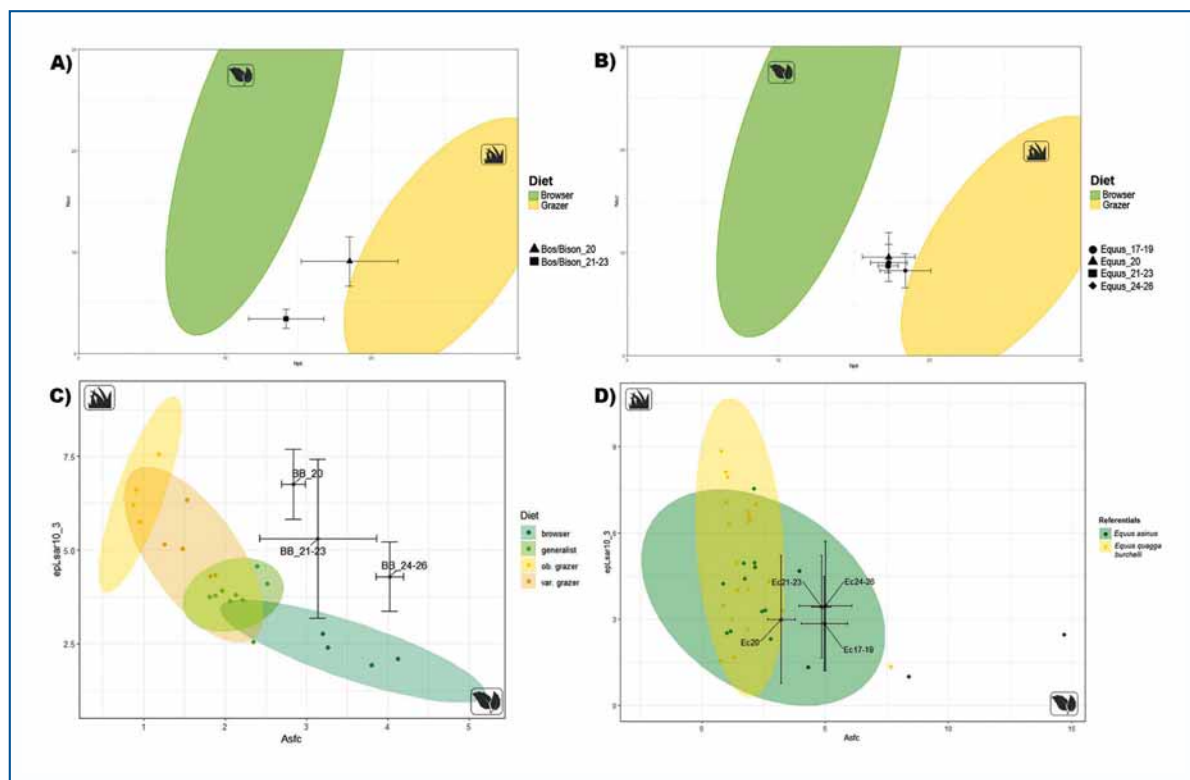


Figure 4: 2D microwear (A, B) and DMTA results (C, D). Distribution of the average number of pits and scratches in the *Bos/Bison* populations (A) and in *Equus* sp. populations (B) plain ellipses correspond to the Gaussian confidence ellipses ($p = 0.95$) on the centroid for the extant leaf browsers and grazers from Solounias and Semperebon (2002). Blocks c. 17–19 and c. 24–26 are not represented in A, as no reliable 2D microwear data were available for *Bos/Bison* populations; Distribution of the $epLsar10_3$ and $Asfc$ parameters for *Bos/Bison* (C) and *Equus* sp. (D) ellipses based on Scott (2012) and Merceron, comm. pers.

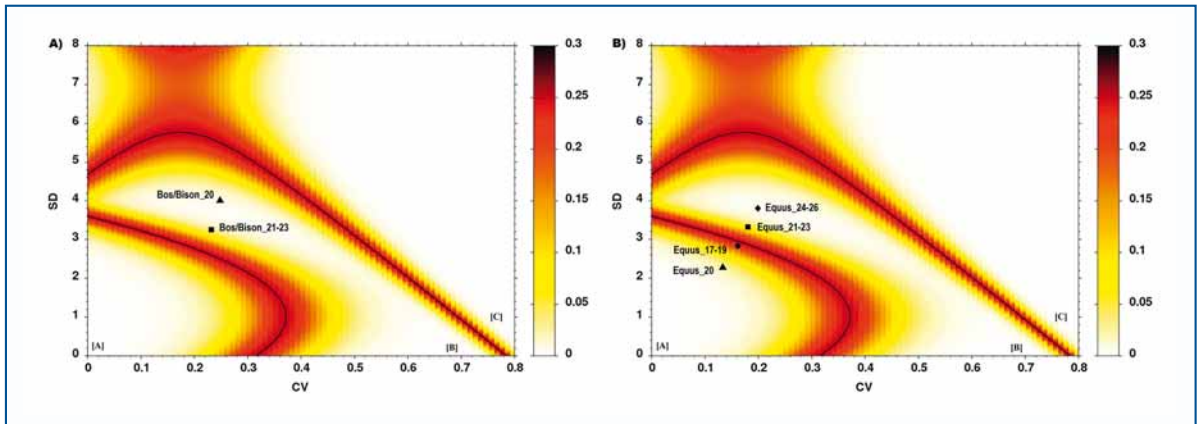


Figure 5: Microwear data for *Bos/Bison* (A) and *Equus* sp. (B) Bivariate plot: standard deviation (SD) and coefficient of variation (CV) calculated based on the number of scratches. Boundary lines between the three areas with the error probability (heat map). [A] seasonal or shorter events; [B] longer than one season; [C] at least two separate events that occurred in different nonconsecutive seasons.

least one suitable region of interest for observation. 14 specimens were discarded either due to the absence of preserved cementum or because the cementum lacked discernible stratification. Fungal and bacterial alterations, as well as recrystallization, significantly affected the observation process. The only block showing relatively better preservation was c.21-23, which yielded 14 molars with recognizable season-at-death information (shown in black in Fig. 6). In contrast, only a single horse molar was readable from c.17-19 (in blue, Fig. 6), and two from c.24-26 (in red, Fig. 6).

Preliminary results focus on c.21-23. The thin sections indicate year-round hunting events for horses, while bovids show at least two distinct hunting events: one in winter and another during the favorable season, between the end of summer and the beginning of autumn. Irregular cementum layer growth in horses prevents more detailed analysis when the last band corresponds to the favorable season.

The two horses from c.24-26 displayed an opaque band (OB) and a very thin translucent band (TB), indicating winter and the beginning of spring as the possible seasons of death. A single horse from c.17-19 exhibited a very thick TB, indicating a possible death at the end of the favorable season.

Discussion

The preliminary results from the multiproxy analysis of horse and large bovid teeth are pro-

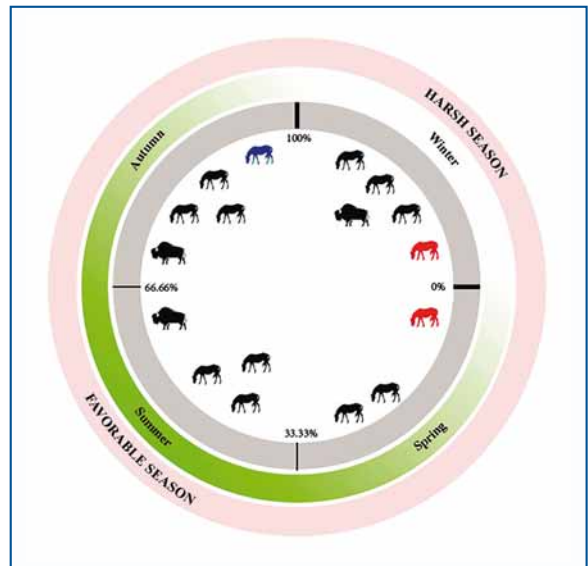


Figure 6: Schematic representations of hunting events for *Bos/Bison* and *Equus* sp. In blue, c.17-19; in black, c.21-23; in red, c.24-26. Percentages correspond to the degree of development of the last translucent cementum band (TB).

missing, offering the potential to advance our understanding of Neanderthal subsistence strategies in Quina Mousterian contexts.

At Combe-Grenal, mesowear data point to important dietary differences between horses and bovids, with equids showing a clear grazing signal and bovids indicating more browsing or mixed-feeding tendencies. These patterns are

consistent with the ecological requirements of the two taxa and reflect the mosaic environment reconstructed for the end of MIS 4, where open steppe-like habitats coexisted with patches of wooded areas (Sánchez Goñi, 2022, 2020).

Microwear and DMTA analyses refine this picture, highlighting that both horses and bovids generally exploited a mixed-feeding niche during the last days or weeks of life. Interestingly, horse populations did not exhibit a strict grazing signal throughout the sequence, but instead plotted within the mixed-feeding spectrum, with only the earliest block (c.24-26) approaching the grazing ellipse. This variability suggests a degree of ecological flexibility in equids, possibly tracking short-term environmental and/or seasonal fluctuations, despite extant species of *Equus* are believed to be almost

exclusively grazers (Mihlbachler et al., 2011; Schulz and Kaiser, 2013). Additionally, this might indicate a particular environmental context around the Combe-Grenal site, with a patchier landscape (explaining the mixed-feeder microwear signal) compared to the rest of the home range used by horses (cf. the grazing mesowear signal).

Regardless of climatic context, mesowear patterns in Middle Paleolithic horses generally indicate a grazing diet (e.g. Rivals et al., 2008; Uzunidis et al., 2017). These horses often exhibit some of the highest mesowear scores among the faunal assemblages, reflecting particularly abrasive diets. Nevertheless, some populations occasionally display variation, ranging from grazer to mixed feeder with a notable contribution of browse, especially during Interglacial periods (e.g. Rivals et al., 2015a, 2009a). In contrast to the generally grazer-like mesowear signal, microwear patterns in Middle Paleolithic horses are more variable, spanning the full spectrum from grazing to browsing (Rivals et al., 2015a, 2009a; Rivals and Lister, 2016; Uzunidis, 2021). This tendency may reflect seasonal dietary shifts (Uzunidis et al., 2017). This evidence reinforces the view that horses were primarily grazers but retained the capacity to broaden their diets seasonally, a strategy that would have facilitated their resilience in the fluctuating climates of MIS 4.

At Combe-Grenal, microwear data for bovids displayed stronger shifts across blocks, with

grazing tendencies in c.20 and more mixed-feeding signals in c.21-23 and c.24-26. Such differences could reflect both taxonomic diversity within the bovid group (aurochs and steppe bison) and seasonal variability. These results align well with Berlioz et al. (2023), who further highlight

this variability by showing that large bovids, alongside other ungulates, exhibited mixed-feeding dietary habits, reflecting mosaic landscapes where patches of woodland coexisted with open grasslands.

The analysis of microwear variability further contributes to reconstructing the timing and duration of hunting events. The data highlight an alternation between short and longer mortality events, suggesting that Neanderthal hunting strategies at Combe-Grenal were not uniform in duration or intensity. High variability in the microwear signal for both taxa in blocks c.21-23 and c.24-26 indicates that mortality profiles likely accumulated over periods longer than a single season or resulted from multiple short-term events occurring throughout the year. Conversely, horses from block c.20 exhibit low variability, consistent with a short-term mortality event, possibly reflecting a focused hunting episode or repeated hunts within the same season. Unfortunately, as no material suitable for cementum analysis was recovered from layer c.20, it is not possible to determine the seasonality of the hunting event(s).

The case of c.20 is particularly noteworthy for the differential exploitation of the two taxa: while horses show low variability, large bovids maintain consistently higher variability, supporting the hypothesis of a more prolonged exploitation of bovids. This pattern may be related to species availability in the surrounding environment, as well as other factors such as herd composition, meat quality, and other by-products that may have influenced Neanderthal hunting choices.

Cementochronology further supports this interpretation. Results indicate that horses were hunted year-round in block c.21-23, whereas bovids were killed both during winter and favorable seasons. These findings confirm that Neanderthals at Combe-Grenal targeted prey throughout the year, without exclusive focus on a single season. Data for blocks c.17-19 and c.24-26 are limited due to small sample sizes and should not be considered exhaustive; they pro-

vide evidence for at least one hunting event in autumn (c.17–19) and one hunting event in winter and one in spring (c.24–26). However, it is important to note that insufficient data preclude excluding the possibility of horse hunting occurring in additional seasons within these blocks.

Taken together, these findings nuance the traditional view of Quina Mousterian groups as reindeer-specialists. Although reindeer remain dominant in the faunal spectrum, results show that horses and bovids were also systematically exploited and that their procurement was not restricted to specific seasons – potentially complementing the acquisition of reindeer carcasses at other seasons. This broader subsistence strategy reflects a high degree of flexibility, with Neanderthals adapting their hunting practices to the availability of different prey throughout the year. Moreover, the alternation between short and longer mortality events suggests a dynamic mobility pattern, where groups sometimes engaged in brief, targeted occupations and at other times remained longer or returned repeatedly to the site.

Conclusion

This study examined horse and large bovid teeth from the Quina Mousterian layers of Combe-Grenal using four complementary methods. Together, these approaches allow us to reconstruct what these animals were eating and to estimate the time of year when they were hunted. The goal was to better understand Neanderthal hunting choices and whether their activities were tied to specific seasons.

The results show that although reindeer were the most common animals at the site, horses and bovids likely also played an important role in Neanderthal diets. Both animal groups show flexible feeding habits that reflect changing envi-

ronmental conditions. Horses appear to have alternated between grazing and mixed diets, while the variability observed in bovids may be linked to differences between species and local environments.

Evidence from tooth wear and growth patterns suggests that hunting did not take place in just one season but likely occurred at different times throughout the year. Short, targeted hunting visits may have alternated with longer or repeated occupations of the site, indicating a flexible pattern of movement and land use.

Overall, these findings challenge the idea that Quina Neanderthals were strictly specialized reindeer hunters. Instead, they suggest that Neanderthals in southwestern France

adopted broader and more adaptable subsistence strategies, exploiting different prey species year-round and adjusting when and how long they occupied sites.

Acknowledgement

The author gratefully acknowledges the Fyssen Foundation for supporting this research. Special thanks are extended to Dr. Emmanuel Discamps and Dr. Jean-Philippe Faivre, directors of Combe-Grenal, for granting permission to study the material and for their valuable support and insights. The Musée National de Préhistoire in Les Eyzies-de-Tayac is warmly thanked for providing access to the collections. Sincere thanks are due to Gildas Merceron for his assistance with the modern collections, and to Florent Rivals and Emmanuel Discamps for his insightful comments on the results. The author gratefully acknowledges UMR 5608 TRACES (Université Toulouse Jean Jaurès) and the ArchéoScience platform for providing access to equipment and technical facilities, and Eric Pubert for the preparation of thin sections.

“Overall, the integration of mesowear, microwear, DMTA, and cementochronology offers a high-resolution picture of Neanderthal behavior at Combe-Grenal. The evidence points to strategic and flexible exploitation of ungulates, embedded in a broader land-use system capable of responding to climatic instability and seasonal resource fluctuations.”



La précision, l'échelle et des études sur l'approvisionnement en obsidienne : considérations pour l'archéologie du Pléistocène supérieur en Afrique

Benjamin Daniel SMITH

Staff Archaeologist, Terracon Consultants, Inc. 1922 Old Murfreesboro Pike, Suite 905, Nashville, Tennessee, 37217, & post-doctoral researcher, Cultures et Environnements, Préhistoire, Antiquité, Moyen Age (CEPAM), CNRS - UMR 7264 - UniCA

Résumé

L'échange de matériaux sur de longues distances est un aspect central du comportement humain moderne qui est apparu au cours du Pléistocène moyen et supérieur en Afrique. Cet article explore comment la précision des études sur la provenance des artefacts, en particulier dans l'étude de l'obsidienne, peut structurer l'échelle géographique des questions de recherche que nous posons sur la culture matérielle passée. Il commence par passer en revue deux méthodes importantes de détermination de la provenance de l'obsidienne : la spectroscopie de fluorescence X (PXRF) et la spectrométrie de masse à plasma inductif couplé à ablation laser (LA-ICP-MS). À partir d'un exemple tiré de mes collaborations en tant que chercheur postdoctoral de la Fondation Fyssen, je montre comment leur application doit s'ancrer dans la réponse à des questions archéologiques spécifiques à la précision de chaque méthode, et je conclus par un appel à une collaboration accrue entre les chercheurs utilisant différentes méthodes.

Mots-clés :

Afrique orientale, Technologie lithique, Approvisionnement en obsidienne, Spectroscopie de fluorescence X portable, LA-ICP-MS.

Accuracy and scale in obsidian sourcing studies : considerations for Late Pleistocene archaeology in Africa

Abstract

Long-distance material exchange is a central aspect of modern human behavior emerging during the Middle and Late Pleistocene in Africa. This paper explores how accuracy in artifact provenience studies, specifically in the study of obsidian, can structure the geographic scale of research questions we ask. It begins with a review of two important obsidian sourcing methods : X-ray fluorescence spectroscopy (PXRF) and Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (LA-ICP-MS). Using an example from my collaborations as a Fyssen Foundation postdoctoral fellow, I show how their application should be rooted in answering archaeological questions specific to the accuracy of each method, concluding with a call for increased collaboration between researchers using different sourcing methods.

Keywords:

Eastern Africa, Lithic technology, Obsidian sourcing, Portable X-ray fluorescence spectroscopy, LA-ICP-MS

Introduction

Au cours des vingt-cinq dernières années, les méthodes portables et peu coûteuses permettant de caractériser les matériaux utilisés dans la fabrication d'objets anciens ont conduit à une explosion des études sur la provenance des principaux matériaux lithiques (outils en pierre). Les études sur l'obsidienne ont bénéficié de cette révolution dans le domaine de la science des données.

(Freund 2013, Shackley 2010, Frahm 2023).

Pour les archéologues qui s'intéressent à l'étude de l'évolution et de la diversité des relations sociales humaines et de leur interaction avec les matériaux, la précision (définie comme la mesure dans laquelle le résultat d'une analyse particulière correspond à d'autres instruments, Johnson et al. 2021) des méthodes de caractérisation a nécessairement un impact sur l'étendue des questions archéologiques que se posent les archéologues. Dans les études sur l'approvisionnement, cela se traduit directement par l'échelle géographique de nos études.

Cette étude commence par un aperçu des sources d'approvisionnement en obsidienne brute. Elle se concentre sur deux méthodes géochimiques importantes développées au cours des cinquante dernières années : la spectroscopie de fluorescence X (XRF) et la spectrométrie de masse à plasma (LA-ICP-MS).

Je discute ensuite la manière dont le sourcing a contribué à l'étude de l'approvisionnement en matériaux et des échanges dans le cadre de l'évolution comportementale de l'*Homo sapiens* à la fin du Pléistocène en Afrique.

Enfin, je m'appuie sur les résultats préliminaires de mes collaborations en tant que chercheur postdoctoral de la Fondation Fyssen au laboratoire Cultures et Environnements, Préhistoire, Antiquité, Moyen Âge (CEPAM) à l'Université Côte d'Azur à Nice, en France. Ces études montrent comment la précision de nos données peut influencer les échelles géographiques aux-

quelles nous étudions l'approvisionnement et l'échange de matériaux au cours du Pléistocène supérieur.

Études sur la composition des sources d'obsidienne en Afrique : XRF et LA-ICP-MS

Depuis les premières études de caractérisation compositionnelle dans le domaine de la lithique (outils en pierre) (Cann et Renfrew 1964), l'obsidienne occupe une place centrale dans les études géochimiques sur la provenance, en grande partie en raison de sa composition unique. L'obsidienne est une roche ignée felsique, un « verre » volcanique fragile formé par l'extrusion de magmas. L'obsidienne est particulièrement homogène par rapport aux autres matières premières riches en silice utilisées par nos ancêtres pour fabriquer des outils en pierre. De

plus, en raison de la tendance de la matrice riche en silice de l'obsidienne à se décomposer dans des délais géologiques plus courts, la distribution de l'obsidienne sur le conti-

nent africain est limitée aux zones de volcanisme récent (c'est-à-dire au cours des 5 derniers millions d'années).

De nombreux facteurs influencent la composition des coulées de lave qui produisent l'obsidienne. Il s'agit notamment de la relation entre les chambres magmatiques souterraines, la composition des matériaux superposés fondus pendant le processus d'extrusion et, dans une certaine mesure, la géologie du substrat rocheux environnant des paysages locaux d'où proviennent ces matériaux (Glasscock 2020).

Les archéologues qui s'intéressent aux études de provenance sont confrontés à un paysage géologique d'une grande diversité compositionnelle et doivent travailler avec des géologues et des géochimistes pour affiner l'échelle de leurs questions de recherche. De nombreuses méthodes ont été utilisées pour caractériser et quantifier la composition des obsidiennes africaines (pour une revue, voir Ambrose 2012, Brown et al. 2013)). Deux des méthodes les plus importantes utilisées aujourd'hui sont la spec-

troscopie de fluorescence X (XRF, Shackley 2010) et la spectrométrie de masse à plasma inductif (LA-ICP-MS, Gratuze 1999). Toutes deux permettent de recueillir des données sur la composition, généralement exprimées en parties par million (ppm) ou en pourcentages pondérés, et peuvent théoriquement recueillir des données élémentaires similaires à partir des mêmes échantillons. Cependant, ces deux méthodes diffèrent fondamentalement dans la manière dont elles collectent ces informations à partir d'un échantillon.

La spectroscopie par fluorescence X utilise un rayonnement à haute énergie et à courte longueur d'onde pour exciter un échantillon. L'énergie est libérée et la « fluorescence » qui en résulte peut être mesurée pour quantifier les éléments présents dans ce matériau (Shackley 2010). D'autre part, la spectrométrie de masse avec ablation laser comme technique d'introduction (Gratuze 1999, 869) quantifie la composition élémentaire d'un échantillon en mesurant la masse par rapport à la charge ionique (m/z).

Les deux méthodes nécessitent un étalonnage afin d'indiquer à l'instrument comment reconnaître les éléments ou, dans le cas de l'obsidienne, comment reconnaître la gamme de variations dans une région particulière. Dans le cas de la XRF, de longues discussions ont eu lieu sur l'importance et la validité des différentes techniques d'étalonnage utilisées par différents instruments, en particulier pour les instruments portables (Frahm 2019 ; Johnson et al. 2021). Cela s'explique en partie par le fait qu'au cours des deux dernières décennies, les spectromètres XRF portatifs ont permis aux archéologues de collecter une quantité énorme de données sur la composition des matériaux sur le terrain et en laboratoire (Freund 2013).

Cependant, plusieurs facteurs ont une incidence sur la précision de cette méthode. Par exemple, les appareils XRF portables utilisent souvent des instruments à tension plus faible que les instruments de laboratoire. Cela peut limiter la gamme d'éléments quantifiés. Il existe également un risque de « fuite de rayons » dans des conditions de champ variables (c'est-à-dire une irradiation et/ou des réponses des matériaux incohérentes ou non contrôlées). Une autre question cruciale dans les analyses PXRF est la suivante : comment quantifier la réponse des

matériaux irradiés et la traduire en parties par million d'éléments (c'est-à-dire l'étalonnage) ? Pour une discussion sur l'étalonnage dans les appareils XRF portables, voir Johnson et ses collègues (2021), ainsi que les travaux d'Ellery Frahm (2019).

En Afrique, un débat est en cours sur la manière dont les matériaux de référence géologiques devraient être utilisés pour indiquer à nos instruments ce qu'ils doivent rechercher, que ce soit dans le rift sud du Kenya (Brown et al. 2013), le rift éthiopien (Negash 2020) ou le sud de l'Arabie et l'Afar (Khalidi et al. 2013). Les archéologues et les géochimistes recherchent généralement des éléments révélateurs dans la gamme atomique moyenne (généralement le titane et le baryum). Ces éléments apparaissent le plus souvent sous forme d'éléments mineurs et de traces dans les coulées de lave produisant de l'obsidienne en Afrique (Brown et al. 2013, Shackley & Sahle 2017).

L'étude de Brown et al. (2013) sur l'obsidienne dans la faille centrale du Kenya a largement utilisé la technologie XRF pour ses analyses. Agazi Negash, en collaboration avec M. Steven Shackley, a produit une grande partie des données publiées sur la composition des obsidiennes éthiopiennes au début des années 2000, en se concentrant sur des sources telles que la caldeira de Gadeamotta et des artefacts provenant de sites du Pléistocène supérieur tels que Porc Epic (Negash & Shackley 2006).

Plus récemment, Shackley et Sahle (2017) ont publié des données sur la composition de diverses sources dans le rift central éthiopien à l'aide d'un spectromètre XRF de laboratoire. Ces données constituent un point de comparaison important pour nos études décrites ci-dessous. Shackley a également caractérisé des échantillons provenant de la source d'obsidienne de Baantu à l'aide de ces mêmes techniques d'étalonnage.

En 2024, nous avons publié une caractérisation préliminaire de la source d'obsidienne de Baantu à l'aide d'un appareil portable à fluorescence X (Smith et al. 2024). Avant cela, très peu d'études avaient utilisé des appareils PXRF pour caractériser les obsidiennes en Éthiopie. Cependant, les analyses PXRF se sont considérablement améliorées au cours des dix dernières années, grâce à l'enrichissement des connaissances sur la géochimie régionale de l'obsidienne

et au perfectionnement des techniques d'analyse utilisées par les analystes.

Bernard Gratuze (1999) a été le premier à utiliser la LA-ICP-MS pour étudier les obsidiennes africaines. La LA-ICP-MS est largement considérée comme l'un des moyens les plus précis et les plus fiables pour caractériser les sources d'obsidienne. Elle a été perfectionnée pour devenir une méthode quasi non destructive et très précise permettant de relier les artefacts en obsidienne à leur point d'origine géologique. Les travaux de Khalidi et de ses collègues (Khalidi et al. 2013), qui relient le nord de l'Afar à la côte de la mer Rouge et au sud du Yémen, continuent d'être l'un des principaux défenseurs de cette technique de sourcing en Afrique.

L'importante étude de Brown et al. (2013) a caractérisé de nombreuses sources à l'aide des techniques LA-ICP-MS et XRF. Cependant, peu d'attention a été accordée depuis aux discussions sur la précision et le rôle que celle-ci a joué dans la caractérisation de l'approvisionnement en obsidienne par nos ancêtres du Pléistocène supérieur.

Approvisionnement et échange d'obsidienne au cours du Pléistocène supérieur

De nombreux chercheurs considèrent que la capacité à se procurer, transporter et échanger des matières premières lithiques exotiques est une caractéristique distinctive du comportement humain moderne apparu en Afrique au cours du Pléistocène moyen et supérieur (McBrearty & Brooks 2000, Ambrose 2002, Shea 2011, Ambrose 2012, Moutsiou 2012).

L'étude des origines de l'homme moderne en Afrique ne peut être dissociée du développement des études sur l'approvisionnement en obsidienne sur le continent. Les travaux de Francis Brown et Herry Merrick (qui ont abouti à Brown et al. 2013) ont jeté les bases des études sur la provenance de l'âge de pierre moyen et supérieur qui se poursuivent encore aujourd'hui.

Par exemple, sur le site de Middle Stone Age d'Olorgasaili au Kenya, Brooks et ses collègues (2018) ont montré que l'obsidienne était transportée jusqu'à 50 km de sa source primaire il y a environ 320 000 ans. Il y a 200 000 ans, sur le site de Sibilo School Road au Kenya, l'obsidienne était principalement transportée sur des dis-

tances pouvant atteindre 25, 140 et 166 km (Blegen 2017). Les caractérisations XRF de Negash et Shackley dans le Rift central ont jeté les bases des études menées à Porc Epic (Negash et Shackley 2006), qui ont montré que l'obsidienne était transportée jusqu'à 250 km de sa source.

Ce qui a fait défaut jusqu'à présent dans les études sur l'approvisionnement en obsidienne en Afrique, c'est une discussion sur des considérations plus locales, sur les relations entre les grandes régions géographiques et les sources primaires locales à partir desquelles les chasseurs-cueilleurs se procuraient leurs matières premières, développaient des relations avec les populations et les paysages, et finissaient par échanger ces matières sur de plus grandes distances.

Sources d'obsidienne dans le sud du rift éthiopien principal : exemples tirés de la XRF et de l'ICP-MS

Les questions à la précision des instruments et à leur impact à l'échelle géographique ont été soulevées pour la première fois dans le cadre de mes travaux sur le site d'obsidienne de Baantu et l'abri sous roche de Mochena Borago, dans le sud de l'Éthiopie (figure 1, Smith et al. 2024). Notre étude préliminaire s'est appuyée sur des échantillons prélevés dans les affleurements de la source Baantu et sur des données XRF publiées, collectées à partir de sources situées dans le rift central éthiopien (Shackley et Sahle 2017).

La variabilité que nous avons observée dans les couches du Pléistocène à Mochena Borago a soulevé des questions concernant l'origine géographique précise de nombreux artefacts qui semblaient provenir de diverses sources encore indéfinies. Provenaient-ils de différentes zones géographiques ou de sections encore non identifiées de la source Baantu ?

À partir de 2023, M. Steven Shackley, Lucas R. Martindale Johnson et moi-même avons commencé à analyser des échantillons géologiques provenant de la carrière de Baantu, de la région de Sodicho (voir Hensel et al. 2021) et du volcan Deguna Fango. Johnson et moi-même avons utilisé des instruments XRF portables (respectivement un Bruker Tracer III-SD SN : T3S1878 et un Olympus Vanta M Series SN : 806177), tandis que Shackley a utilisé un analyseur XRF de paillasse

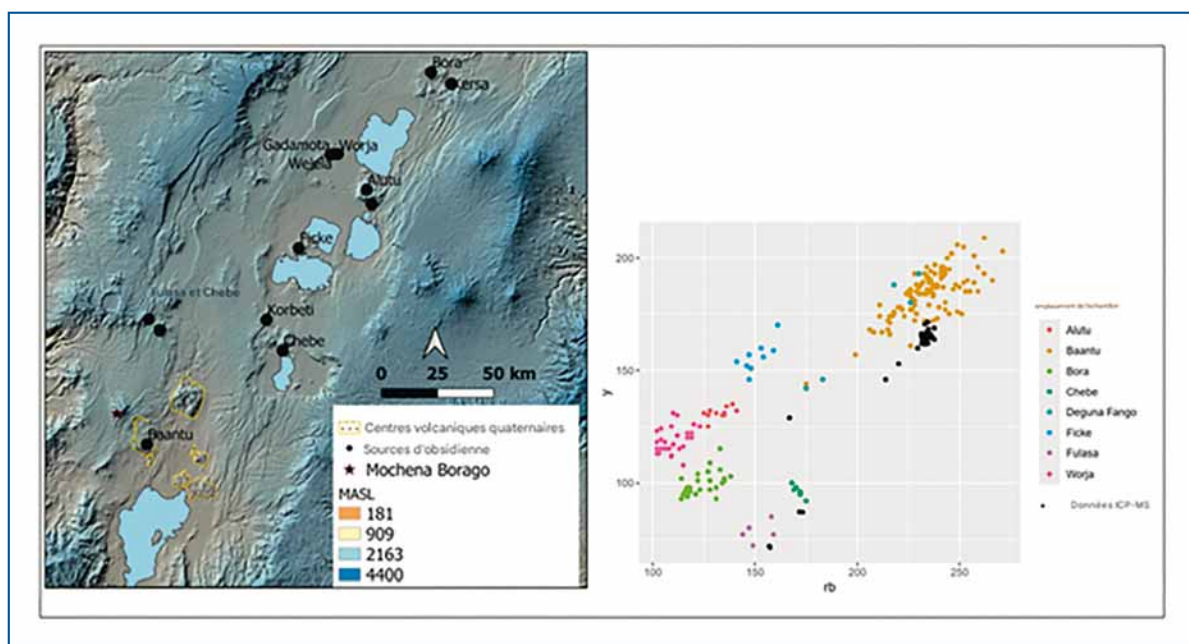


Figure 1 : Agrégation de toutes les données XRF recueillies par Smith, Shackley et Johnson (en couleur) avec les données LA-ICP-MS recueillies par Bernard Gratuze (en noir).

(spectromètre Thermo Fisher Scientific Quant'X EDXRF).

En 2024, grâce à un financement de la Fondation Fyssen, j'ai commencé un poste de post-doctorant au CNRS au laboratoire CEPAM de l'Université Côte d'Azur sous la supervision de Lamya Khalidi. Bernard Gratuze (IRAMAT ; Orléans) a réanalysé ces échantillons à l'aide d'un spectromètre de masse LA-ICP-MS (Thermo Fisher Scientific Element XR). Les détails concernant l'instrumentation et les étalonnages seront publiés prochainement.

Notre objectif initial était de comprendre quels oligo-éléments pouvaient être utilisés pour distinguer les sources primaires d'obsidienne à des échelles géographiques particulières : affleurements individuels, sous-sources ou régions entières. Un objectif secondaire consistait à développer des protocoles d'analyse et d'étalonnage pour la région à l'aide du PXRF avec LA-ICP-MS afin de normaliser les matériaux de référence géologiques connus.

Nos résultats (figures 1 et 2) ont mis en évidence l'impact des différents niveaux de précision sur l'échelle géographique à laquelle ces données permettent d'identifier l'origine précise des obsidiennes (voir figure 2).

Discussion et Conclusions

Pour les échantillons provenant de différents endroits analysés à l'aide de la technique XRF, les résultats étaient pratiquement identiques pour les éléments importants (la figure 1 montre ce regroupement par source). La réanalyse de certains de ces mêmes échantillons par Gratuze a donné des résultats qui, bien que plus faibles en valeur absolue, se regroupaient généralement avec ces résultats (fig. 1).

La précision des résultats LA-ICP-MS est évidente dans le regroupement plus serré autour de la source Baantu (figure 1) et lorsque l'on examine uniquement les 31 échantillons provenant de Baantu (figure 2). Pour toutes les paires d'éléments, à l'exception de celles impliquant le Zr, les données LA-ICP-MS ZRF semblent identifier des niveaux de variation sous-jacents à la source que la XRF n'a pas détectés (figure 2).

Une analyse complète de ces données dépasse le cadre de cette étude, mais ces résultats soulèvent de nombreuses questions analytiques fondamentales pour les études sur l'origine des matériaux dans l'archéologie du Pléistocène supérieur : d'où proviennent les artefacts ? Qu'est-ce que cela nous apprend sur la façon dont les populations se déplaçaient dans le paysage,

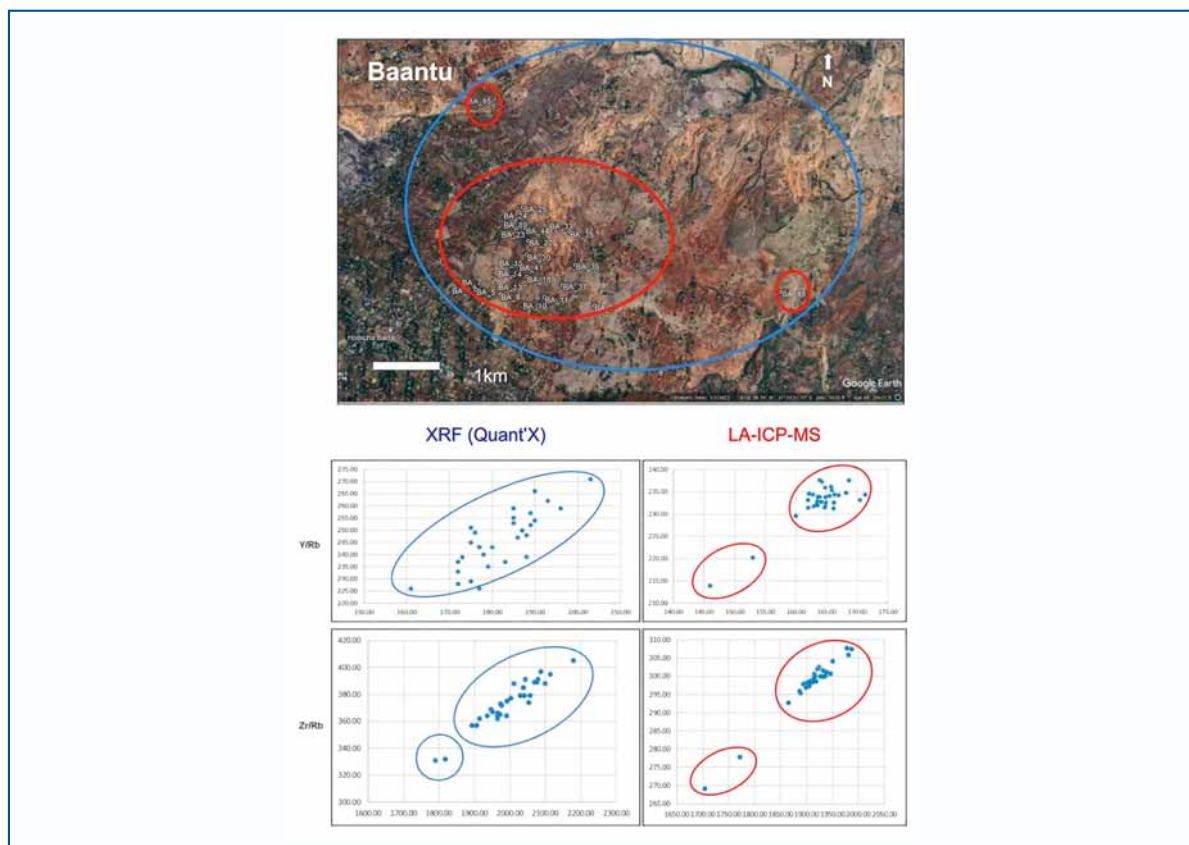


Figure 2 : Échantillons de Baantu analysés par XRF (Smith, Johnson, Shackley) et LA-ICP-MS (Gratuze).

échangeaient des cadeaux et des provisions essentielles entre elles ? Quelles relations les populations ont-elles établies avec des lieux spécifiques et entre elles grâce à l'obsidienne ? Les réponses à ces questions dépendent de la capacité à identifier avec précision les points du paysage où les matières premières essentielles ont été obtenues.

La figure 2 montre comment certains éléments permettent de distinguer avec précision les affleurements d'obsidienne locaux les uns des autres à l'aide de la technique XRF (le Zr par exemple), tandis que d'autres ne le permettent pas, mais que la technique LA-ICP-MS permet d'identifier cette distinction avec plus de précision et de quantifier davantage d'éléments.

Un échantillonnage complet et transparent est également essentiel à ce travail. Ces méthodes, aussi précises soient-elles, ne nous indiquent que ce que nous voulons qu'elles nous indiquent. Si nous savons quels éléments sont utiles dans

des domaines particuliers, par exemple, nous pouvons alors personnaliser nos calibrages en fonction de cette région (voir Frahm 2019 pour une discussion).

En collaborant avec des géochimistes qui utilisent plusieurs méthodes, les archéologues peuvent continuer à produire des données sources utiles et reproductibles dans le cadre de l'étude des échanges matériels.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Lamya Khaldi, Bernard Gratuze et mes hôtes du laboratoire CEPAM à Nice. Leur patience et leur soutien constant ont rendu cette bourse possible. Merci à Louise Wastin et au comité de lecture, ainsi qu'à tous les membres de la Fondation Fyssen pour leur soutien. Merci à Ralf Vogelsang, qui m'a prêté des échantillons provenant de Sodicho pour analyse, et merci à Ato Girma Debushe et aux habitants de Sodo pour leur générosité et leur soutien au fil des ans..

Bibliographie :

- Ambrose, S. H. (2002). Small things remembered : origins of early microlithic industries in sub-.
- Saharan Africa. *Archeological Papers of the American Anthropological Association*, 12 (1), 9-29.
- Blegen, N. (2017). The earliest long-distance obsidian transport : Evidence from the ~; 200 ka Middle Stone Age Sibilo school road site, Baringo, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 103, 1-19.
- Brandt, Steven A., et al. (2023) Mochena Borago Rockshelter, SW Ethiopian Highlands. In : *Handbook of Pleistocene Archaeology of Africa : Hominin Behavior, Geography, and Chronology*, edited by Amanuel Beyin, David K. Wright, Jayne Wilkins, and Deborah I. Olsewski, pp. 461–482. Springer Cham.
- Brown, F. H., Nash, B. P., Fernandez, D. P., Merrick, H. V., & Thomas, R. J. (2013). Geochemical composition of source obsidians from Kenya. *Journal of Archaeological Science*, 40(8), 3233-3251.
- Brooks, A. S. et al. (2018). Long-distance stone transport and pigment use in the earliest Middle Stone Age. *Science*, 360 (6384), 90-94.
- Frahm, E. (2019). Introducing the Peabody-Yale Reference Obsidians (PYRO) sets : Open-source calibration and evaluation standards for quantitative X-ray fluorescence analysis. *Journal of Archaeological Science : Reports*, 27, 101957.
- Freund, K. P. (2013). An assessment of the current applications and future directions of obsidian sourcing studies in archaeological research. *Archaeometry*, 55 (5), 779-793.
- Glascock, M. D. (2020). A Systematic Approach to Geochemical Sourcing of Obsidian. *Scientific Culture*, 6 (2).
- Gratuze, B. (1999). Obsidian characterization by laser ablation ICP-MS and its application to prehistoric trade in the Mediterranean and the Near East : sources and distribution of obsidian within the Aegean and Anatolia. *Journal of Archaeological Science*, 26 (8), 869-881.
- Johnson, L. R. M. et al. (2021). Evaluating obsidian calibration sets with portable X-Ray fluorescence (ED-XRF) instruments. *Journal of Archaeological Science : Reports*, 39, 103126.
- Khalidi, L. et al. (2013). Considering the Arabian Neolithic through a reconstitution of interregional obsidian distribution patterns in the region. *Arabian archaeology and epigraphy*, 24(1), 59-67.
- Moutsiou, T. (2012). Changing scales of obsidian movement and social networking. *Unravelling the Palaeolithic : Ten years of research at the Centre for the Archaeology of Human Origins (CAHO, University of Southampton)*, 85-95.
- Negash, A., & Shackley, M. S. (2006). Geochemical provenance of obsidian artefacts from the MSA site of Porc Epic, Ethiopia. *Archaeometry*, 48 (1), 1-12.
- Shackley, M. S. (2010). Is there reliability and validity in portable X-ray fluorescence spectrometry (PXRF). *The SAA Archaeological Record*, 10 (5), 17-20.
- Shackley, M. S., & Sahle, Y. (2017). Geochemical characterization of Four Quaternary obsidian sources and provenance of obsidian artifacts from the Middle Stone Age Site of Gademotta, Main Ethiopian Rift. *Geoarchaeology*, 32(2), 302-310.
- Smith, B.D. et al. (2024). Imports and outcrops : characterizing the Baantu obsidian source and artifacts from Mochena Borago Rockshelter, Wolaita, Ethiopia, using portable X-Ray fluorescence. In *Reflections on Volcanic Glass : Proceedings of the 2021 International Obsidian conference*. Regents of the University of California. UC Berkeley : Archaeological Research Facility. <https://escholarship.org/uc/item/75c689n2>

Introduction

In the past two decades, portable, low-cost methods of characterizing materials used in the making of ancient material culture has led to an explosion in the study of lithic (stone tool) raw material provenience. Obsidian studies have benefited from this revolution in data science (Freund 2013, Shackley 2010, Frahm 2023).

For archaeologists interested in studying the evolution and diversity of human social relations and engagement with material culture, the accuracy (defined as a measure of how well the product of a particular analysis accords with other instruments, Johnson et al. 2021) of characterization methods necessarily impacts the breadth

of the archaeological questions archaeologists ask. In sourcing studies this translates directly to the geographic scale of our studies.

This review begins with an overview of obsidian raw material sourcing, specifically focusing on two of the most impactful geochemical sourcing methods developed over the past half-century: X-ray fluorescence spectroscopy (XRF) and Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (LA-ICP-MS).

I then briefly discuss how sourcing has contributed to the study of material procurement and exchange in Late Pleistocene *Homo sapiens* behavioral evolution in Africa.

Finally, I draw on the preliminary results of my collaborations as a Fyssen Foundation postdoctoral fellow at the Cultures et Environnements, Préhistoire, Antiquité, Moyen Age (CEPAM) Laboratory at the Université Côte d'Azur in Nice, France. These studies illustrate how the accuracy of our data can influence the geographic scales at which we investigate material procurement and exchange during the Late Pleistocene.

Obsidian source exploitation and compositional studies in Africa: XRF and LA-ICP-MS

Since the first compositional characterization studies in lithic (stone Tool) studies (Cann and Renfrew 1964), obsidian has been central to geochemical provenience studies, largely due to its unique composition. Obsidian is a felsic igneous rock, a brittle volcanic «glass» formed by extruding magmas. Obsidian is uniquely homogeneous among other silica-rich raw materials used by our ancestors to make stone tools. Furthermore, due to the tendency of obsidian's silica rich matrix to break down in geologically shorter timespans, the distribution of obsidian across the African continent is limited to areas of geologically recent volcanism (i.e. the last 5-million years).

Many factors influence the composition of obsidian-producing lava flows. These include the relationship between underground magma chambers, the composition of overlying materials melted during the extrusion process, and by extent the surrounding bedrock geology of local landscapes from which those materials derive (Glasscock 2020).

Archaeologists interested in provenience studies are faced with a geological landscape of enormous compositional diversity and must work closely with geologists and geochemists to refine the scale of questions we want answered. Many methods have been used to characterize and quantify the composition of African obsidians (for a review, see Ambrose 2012, Brown et al. 2013)). Two of the most important methods employed today are X-ray fluorescence spectroscopy (XRF, Shackley 2010) and inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS, Gratuze 1999). Both gather compositional data, usually expressed in elemental parts per million (ppm) or weighted percentages, and both can theoretically gather the similar elemental data from the same samples. However, the two methods are fundamentally different in the ways in which they collect this information from a sample.

X-ray fluorescence spectroscopy, as the name implies, uses high-energy, short wavelength radiation to excite a sample. Energy is released and the resulting «fluorescence» can be measured to quantify elements within that material (Shackley 2010). On the other hand, mass spectrometry with laser ablation as an introduction technique (Gratuze 1999, 869), quantifies the elemental composition of a sample by measuring mass relative to ionic charge (m/z).

Both methods require calibration to tell the instrument how to recognize elements, or in the case of obsidian, how to recognize the range of variation in a particular region. In the case of XRF, there have been lengthy discussions about the importance and validity of different calibration techniques used by different instruments, especially for portable instruments (Frahm 2019; Johnson et al. 2021). In part this is due to the last two decades in which handheld XRF spectrometers have allowed archaeologists to collect an enormous amount of compositional data in the field and in the lab (Freund 2013). However, there are several factors that impact the precision of this method. For example, PXRF often employs lower voltage instruments than laboratory counterparts, limiting the range of elements quantified. There is also the potential for so-called «ray leakage» in variable field conditions (i.e. inconsistent or uncontrolled irradiation and/or material responses). Another crucial issue to solve in

PXRF analyses is how the response of irradiated materials is quantified and translated into elemental parts per million (i.e. calibration). For a more comprehensive discussion of calibration in PXRF studies, see Johnson and colleagues (2021) discussion, and the work of Ellery Frahm (2019)

For this short review, suffice it to say that in Africa, there is an ongoing discussion about how geological reference materials should be used to tell our instruments what to look for when examining a particular obsidian source, whether it be in the southern Kenyan rift (Brown et al. 2013), the Ethiopian rift (Negash 2020), or southern Arabia and the Afar (Khalidi et al. 2013). What archaeologists and geochemists are looking for are telltale elements in the mid-z atomic range (generally Titanium-Barium) that most often appear as minor and trace elements within obsidian-producing lava flows in Africa (Brown et al. 2013, Shackley & Sahle 2017).

Brown et al.'s (2013) decades-long study of obsidian in the central rift of Kenya made use of XRF for much, but not all, of their analyses. Agazi Negash, while working with M. Steven Shackley, was responsible for producing much of the published compositional data for Ethiopian obsidians in the early 2000's, focusing on sources like the Gademotta caldera, and artifacts from Late Pleistocene sites like Porc Epic (Negash & Shackley 2006).

More recently, Shackley and Sahle (2017) have published compositional data for a variety of source locations in the Central Ethiopian Rift using benchtop XRF. These data form an important point of comparison for our studies outlined below, as Shackley also characterized samples from the Baantu obsidian source using these same calibration techniques.

In 2024 we published a preliminary characterization of the Baantu obsidian source using portable X-ray fluorescence instrumentation (Smith et al. 2024). Prior to this, very few studies had used PXRF instruments to characterize obsidians in Ethiopia. However, PXRF analyses have improved dramatically over the past 10 years as knowledge of regional obsidian geochemistry has

grown and analysts have refined the analytical techniques involved.

Bernard Gratuze's (1999) work was the first to use LA-ICP-MS to study African obsidians. LA-ICP-MS is widely considered one of the most accurate and reliable means of characterizing obsidian sources and has been refined into a nearly non-destructive, highly precise means of linking obsidian artifacts to their geological point of origin. Khalidi and colleague's work (Khalidi et al. 2013), linking the northern Afar to the Red Sea coast to southern Yemen, continues as one

of the major champions of this sourcing technique in Africa.

Brown et al.'s (2013) seminal study characterized many sources using both LA-ICP-

MS and XRF, but little attention has been given since to discussions of accuracy, and the role this has played in the characterization of obsidian procurement by our Late Pleistocene ancestors.

Obsidian procurement and exchange during the Late Pleistocene

Many scholars consider the ability to procure, transport, and exchange exotic lithic raw materials a hallmark of the modern human behavioral package that emerged in Africa during the Middle and Late Pleistocene (McBrearty & Brooks 2000, Ambrose 2002, Shea 2011, Ambrose 2012, Moutsiou 2012).

The study of modern human origins in Africa cannot be separated from the development of obsidian sourcing studies on the continent. The work of Francis Brown and Herry Merrick (culminating in Brown et al. 2013) laid the foundation for Middle and Later Stone Age provenience studies that continue to this day.

For example, at the Middle Stone Age site of Olorgasaili in Kenya, Brooks and colleagues (2018) showed that obsidian was being transported up to 50km from its primary source by ~320,000 years ago. By 200,000 years ago at the Sibiloi School Road site in Kenya, obsidian was preferentially transported from distances of up to 25, 140, and 166 km (Blegen 2017). Negash and Shackley's XRF characterizations in the Central

“These studies illustrate how the accuracy of our data can influence the geographic scales at which we investigate material procurement and exchange during the Late Pleistocene.”

Rift laid the foundation for studies at Porc Epic (Negash and Shackley 2006), which showed that obsidian was transported up to 250 km from its source.

What has been lacking thus far in African obsidian sourcing studies is a discussion of more local considerations, of the relationships between broad geographic regions and the local primary sources from which hunter-gatherers procured their raw materials, developed relationships with people and landscapes, and eventually exchanged these materials over greater distances.

Obsidian sources in the Southern Main Ethiopian Rift: examples from XRF and ICP-MS

Issues of instrument accuracy and its impact on geographic scale first came to the forefront of my work while working at the Baantu obsidian source and Mochena Borago Rockshelter in southern Ethiopia (Figure 1, Smith et al. 2024). Our preliminary study was based on samples from outcrops at the Baantu source, and published XRF data collected from sources in the central Ethiopian rift (Shackley and Sahle 2017).

The variability we observed within the Pleistocene levels at Mochena Borago raised questions

surrounding the precise geographic origins of many artifacts which seemed to originate from a variety of as-yet undefined sources. Were these from different geographic areas, or as-yet unidentified sections of the Baantu source?

Beginning in 2023, I, M. Steven Shackley, and Lucas R. Martindale Johnson began to analyze geological samples from Baantu quarry, the Sodicho area (see Hensel et al. 2021), and the Deguna Fango volcano. Johnson and I used portable XRF instruments (respectively a Bruker Tracer III-SD SN: T3S1878, and an Olympus Vanta M Series SN: 806177) while Shackley used a benchtop XRF analyzer (Thermo Fisher Scientific Quant'X EDXRF spectrometer).

In 2024, thanks to funding provided by the Fyssen Foundation, I began a postdoctoral position with the CNRS at the CEPAM Laboratory at the Université Côte d'Azur under the supervision of Lamy Khalidi. Bernard Gratuze (IRAMAT; Orléans) re-analyzed these samples using LA-ICP-MS (Thermo Fisher Scientific Element XR mass spectrometer). Details of instrumentation and calibrations will be published in an upcoming publication

Our initial goal was to understand which trace elements could be used to distinguish the primary sources of obsidian at particular geogra-

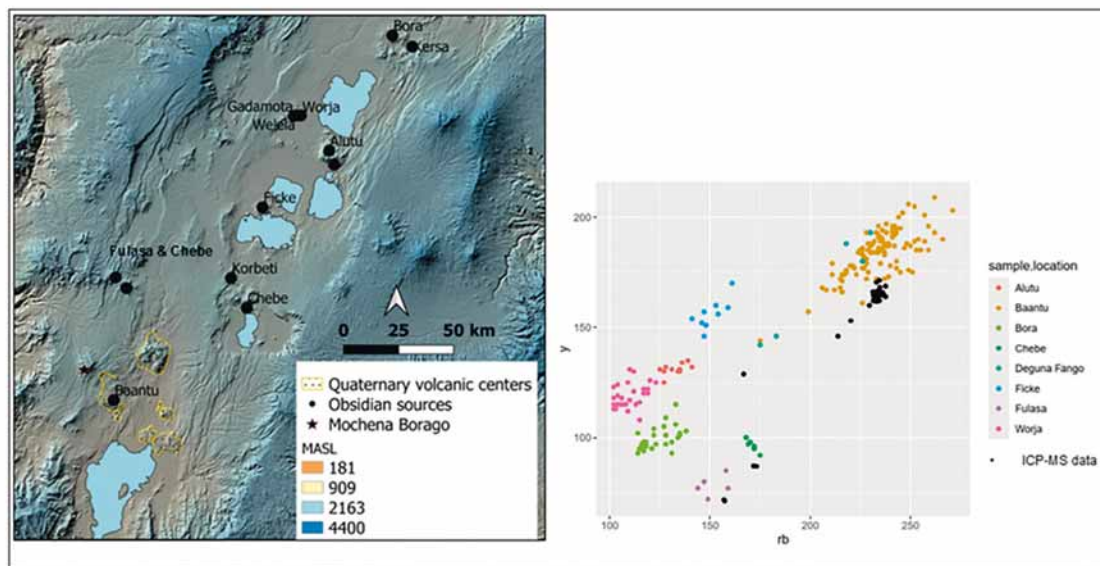


Figure 1: Aggregate of all XRF data collected by Smith, Shackley, and Johnson (color) alongside LA-ICP-MS data collected by Gratuze (black).

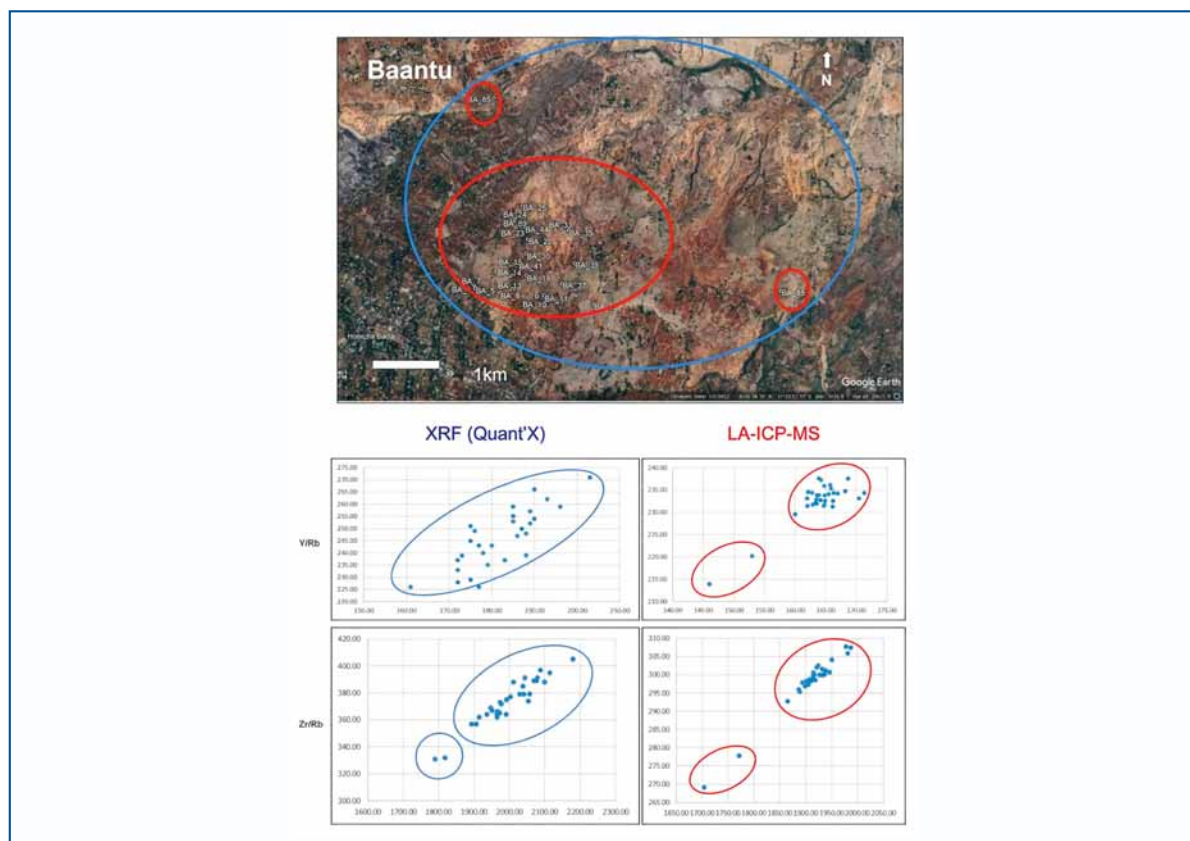


Figure 2: Baantu samples as analyzed by XRF (Smith, Johnson, Shackley) and LA-ICP-MS (Gratuze).

phic scales: individual outcrops, sub sources, or entire regions. A secondary goal involved developing analytical and calibration protocols for the region using PXRF with LA-ICP-MS to standardize known geological reference materials.

Our results (Figs. 1, 2) highlighted how different levels of accuracy impact the geographic scale at which these data can identify precise origins of obsidians (see Figure 2).

Discussion & Conclusions:

Among the samples from different locations analyzed using XRF, the results were virtually identical across the elements of interest (Figure 1 shows this clustering by source). Gratuze's re-analysis of some of these same samples produced results that, although lower in absolute value, clustered broadly with those results (Fig. 1).

The higher accuracy of LA-ICP-MS results is clear in the tighter clustering around the Baantu source (Figure 1) and when examining only

the 31 samples from Baantu (Figure 2). Across all elemental pairings, save for those involving Zr, LA-ICP-MS data seemed to identify sub source levels of variation that XRF did not (Fig. 2).

A full discussion of these data is beyond the scope of this review, but these results touch upon many of the analytical and anthropological questions fundamental to sourcing studies in the archaeology of the Late Pleistocene: Where are artifacts coming from? What does this say about how people moved about the landscape, exchanged gifts and essential supplies with each other? What relations did people build with specific places, and with each other, through obsidian? Answers to these questions depend on being able to accurately identify points on the landscape from which essential raw materials were procured.

Figure 2 shows how some elements accurately separate local obsidian outcrops from each other

using XRF (Zr for example) while others do not, but that LA-ICP-MS can identify this separation more accurately, and with more of the elements quantified.

Comprehensive and transparent sampling is also an essential component of this work.

These methods, however accurate, only tell us what we want them to. If we know which elements are useful in particular areas for example, then we can customize our calibrations to suit that region (see Frahm 2019 for a discussion).

By continuing to work together with geochemists and practitioners using multiple methods, archaeologists can continue to produce source data that is useful and reproducible in the study of material exchange.

Acknowledgements

Thanks go first and foremost to Lamya Khalidi, Bernard Gratuze, and my hosts at the CEPAM laboratory in Nice, whose patience and constant support made this fellowship possible. Thank you to Steven Brandt, without whom fieldwork would not have been possible. The Ethiopian heritage Authority made permitting and lab work possible. Thanks to Louise Wastin and the reading committee, and all at the Fyssen Foundation for their support. The CEPAM laboratory provided funding for additional fieldwork. Thank you to Ralf Vogelsang, who lent samples from Sodicho for analysis, and thanks to Ato Girma Debusho and the people of Sodo for their generosity and support over the years.

REMERCIEMENTS

Nous remercions pour leur collaboration les auteurs soutenus dans leurs travaux de recherche par la Fondation Fyssen, nos lecteurs pour leur fidélité, et tous nos correspondants et bibliothèques qui permettent la libre consultation de notre revue.

We thank for their collaboration the authors supported in their research works by the Fyssen Foundation, our readers for their fidelity, and all our correspondents and libraries which allow the free consultation of our review.

